EMBRIOLOGIE VEGETALĂ



CUPRINS

BCU IAȘI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

INTRODUCERE

Definiție și obiect

Embriologia este acea ramură a biologiei care studiază formarea și dezvoltarea embrionului; această noțiune nu se limitează însă doar la dezvoltarea și structura embrionului, ci, în concepția modernă, include și procesele biologice complexe care preced apariția zigotului. Embriologia vizează astfel și procesele de sporo-, gameto-, zigoto- și embriogeneză în succesiunea lor, în ce mod decurg unele din altele din momentul edificării florii și până la formarea fructului și seminței.

Ca disciplină, embriologia se situează între biologia celulară și cea generală; înțelegerea completă a structurii și funcției organismelor în complexitatea lor se poate realiza numai prin cunoașterea modului în care se nasc celulele, se dezvoltă și se influențează reciproc.

Clasificarea embriologiei

I. Embriologia generală

II. Embriologia comparată

III. Embriologia experimentală (specială)

Embriologia generală studiază dezvoltarea și structura diferitelor elemente embrionare: peretele anterei, microsporul, gametofitul ♂, ovulul, arhesporul ♀, macrosporul, gametofitul ♀, polenizarea, fecundația, endospermul, embrionul, suspensorul, toate în interdependență cu alte însușiri ale plantelor, ca organisme vii.

Embriologia comparată se ocupă cu studierea și compararea caracterului dezvoltării și structurii însușirilor embriologice la diferite grupe de plante, în scopul folosirii acestor date pentru sistematică și filogenie.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Embriologia experimentală studiază procesele embrionare de la plantele spontane şi cultivate utile omului; cele mai vechi şi mai multe experienţe sunt legate de *polen*: polenizarea artificială, viabilitatea şi germinarea polenului pe stigmat sau pe medii artificiale, creşterea tubului polinic prin ţesuturile stilului. O altă serie de lucrări privesc *inducerea partenogenezei* (formă de apomixie care constă în formarea embrionului pornind de la o oosferă n sau 2n nefecundată) *şi a poliembrioniei.*

În ultimul timp geneticienii şi amelioratorii, îndreptându–şi atenţia spre hibridizări, poliploidizări, haploidizări s–au lovit de două probleme: *incompatibilitatea* şi *sterilitatea*, pentru a căror lămurire sunt necesare cercetări embriologice.

Un aspect important şi modern al embriologiei experimentale este cultura artificială a embrionilor extraşi (primele încercări de a cultiva embrioni *in vitro* au fost făcute în 1904 de către **Hanning** la *Raphanus* şi *Cochlearia*). Pentru amelioratori acest aspect este foarte important deoarece:

- dă posibilitatea de a se creşte embrioni hibrizi care sunt respinşi de ţesuturile materne;
- se poate face un test rapid al viabilităţii seminţelor;
- este posibil să se treacă perioada de repaus şi să se reducă timpul necesar plantei ca să ajungă la maturitate.

Pentru fiziologi cultura de embrioni este un material asupra căruia se pot studia cerinţele de nutriţie şi de creştere a embrionului, iar pentru embriologi facilitează urmărirea şi dirijarea proceselor embrionare.

Lucrările întreprinse de diverşi cercetători au stabilit că embrionul cu cât este mai tânăr, cu atât este mai greu de cultivat, necesitând condiţii complexe de creştere.

Metodele de cultură a organelor generative pe medii artificiale dau posibilitatea cercetătorilor să stabilească factorii răspunzători de dezvoltare şi diferenţiere, să studieze procesele embriologice în legătură cu cele fiziologice, biochimice şi histochimice.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Legăturile embriologiei cu alte discipline

Embriologia este strâns legată de citologie, histologie, anatomie şi fiziologie. Dezvoltarea gametofiţilor ♂ şi ♀, ca şi dezvoltarea embrionului încep de la o celulă. Apoi numărul de celule creşte, încât forma şi mărimea nucleilor şi a celulelor se schimbă. Pe măsura dezvoltării, la embrion se diferenţiază treptat organele cu ţesuturi şi funcţii fiziologice determinate.

Pe lângă aceasta, ciclul de dezvoltare al plantei, legat de schimbarea generaţiilor sexuată şi asexuată, se caracterizează, de obicei, şi prin schimbarea fazelor nucleare. Generaţia sexuată sau gametofitul are număr haploid de cromozomi; generaţia asexuată sau sporofitul este diploidă. Numărul haploid de cromozomi rezultă în urma *meiozei*, formându–se micro- şi macrosporii, iar restabilirea numărului diploid de cromozomi este condiţionată de contopirea gameţilor ♂ şi ♀, în procesul *fecundării*.

Toate aceste date dovedesc legătura dintre embriologie şi citologie.

Totodată, embriologia este legată de morfologie şi anatomie. Morfologia şi structura sunt legate de o anumită formă. Specificul embriologiei constă în aceea că ea studiază gameţii, sporii, zigoţii şi embrionul, deci însuşirile microscopice ale plantelor; investighează, de asemenea, însuşirile macroscopice ale florii, fructului şi seminţei.

Importanţa embriologiei pentru sistematică, filogenie, genetică, selecţie

Pe baza cercetărilor de embriologie s–a stabilit interdependenţa diferitelor grupe de antofite, s–au adâncit problemele legate de biologia înfloririi şi înmulţirii plantelor de cultură, aspecte pe care le folosesc genetica şi selecţia acestor plante.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

S–au acumulat cunoştinţe despre dezvoltarea polenului şi a sacului embrionar, despre activitatea polenului şi a stigmatului, despre fecundaţie şi dezvoltarea embrionului, precum şi a endospermului, cunoştinţe de asemenea folosite de diferite ramuri ale botanicii, de genetică şi de selecţia plantelor în mod deosebit.

Dezvoltându–se treptat, metoda embriologică de cercetare a ocupat un loc distinct alături de metodele morfologică, paleontologică, anatomică şi fiziologică. Pe măsura acumulării de noi fapte, a devenit clar că metoda embriologică poate ajuta la înţelegerea interrelaţiilor sistematice şi filogenetice între diferite unităţi taxonomice; de asemenea, ajută la înţelegerea esenţei proceselor biologice complexe legate de *înmulţirea plantelor cu flori, explicarea adaptării lor la mediu în diferite stadii de dezvoltare, explicarea cauzelor şi caracterelor poliembrioniei, partenocarpiei, apomixiei, sterilităţii*.

Importanţa teoretică a cercetărilor embriologice ţine de posibilitatea de a stabili legături sistematice şi filogenetice între diferite grupe de plante, ceea ce permite urmărirea evoluţiei lumii vegetale de la formele inferioare la cele superioare.

Importanţa practică ţine de posibilitatea de a sprijini lucrările de selecţie şi ameliorare, în efortul de a obţine pentru practică noi forme de plante utile omului.

Formele de înmulţire la plante pot fi grupate în trei mari categorii: vegetativă, asexuată şi sexuată.

Înmulţirea vegetativă reprezintă însuşirea multor plante de a produce un organism nou pornind de la un organ vegetativ, fragment de organ, un grup de ţesuturi sau chiar de la o singură celulă.

Înmulţirea asexuată prin spori. Sporii sunt celule germinative capabile să producă, prin germinare (diviziune), noi indivizi.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Înmulțirea sexuată se întâlnește la majoritatea plantelor, adesea concomitent cu celelalte moduri de înmulțire sau succesiv. Celula germinativă din care va lua naștere noul individ este diploidă (2n) și se numește zigot (ou), ea rezultând din unirea a doi gameți (celule haploide) de sex diferit în cursul procesului de fecundație (care implică plasmogamie și cariogamie).

Gameții, totdeauna haploizi (n), rezultați direct sau, mai adesea, indirect în urma meiozei, iau naștere în gametangi; aceștia din urmă pot fi: - unicelulari: anteridii (spermangii), mascule și oogoane, femele (ca la talofite); - pluricelulari: anteridii, mascule și arhegoane, femele (ca la cormofite).

Tipuri de gameți și de fecundație

Izogameți – izogamie: toți gameții sunt mobili (flagelați), asemănători ca formă și mărime, dar diferiți din punct de vedere fiziologic (sexuat); caracterizează flagelatele, diatomeele, multe alge verzi și ciuperci inferioare (fig. 1 A).

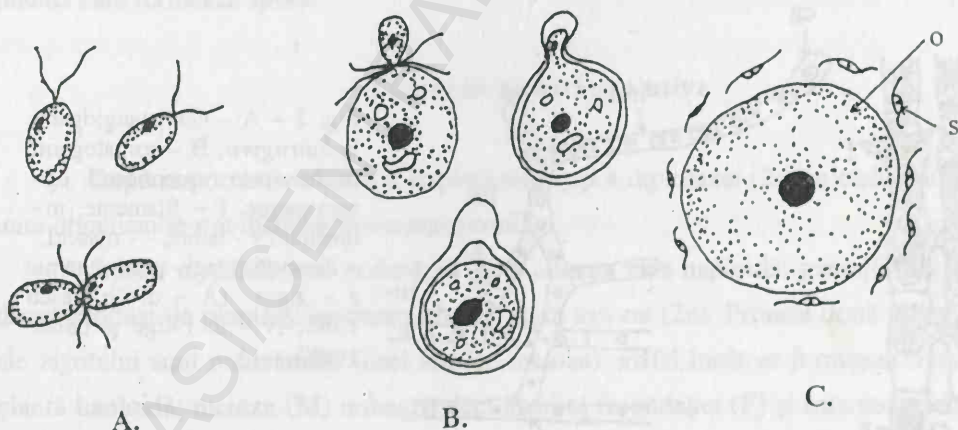


Fig. 1 – A – Izogamia la *Chlamydomonas reticulata*; B – heterogamia tipică de la *Chlamydomonas braunii*; C – oogamia la *Fucus vesiculosus*: o – oosferă, s - spermatozoizi (d. Grințescu, 1985)

B.C.U. „M. EMINESCU" IAȘI
BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Heterogameți – heterogamie: gameții masculi (anterozoizi sau spermatozoizi) sunt în general mobili, foarte mici, săraci în citoplasmă și substanțe de rezervă; se formează în spermangii sau în anteridie. Gameții femeli (oosfere) sunt imobili, mari, bogați în citoplasmă și substanțe de rezervă; se formează în oogon, arhegon sau în sacul embrionar. Heterogamia poate fi:

- *tipică*, simplă, când și gameții masculi și cei femeli sunt mobili, flagelați, dar diferă ca formă și mărime; caracterizează unele alge inferioare (fig. 1 B);
- *oogamie*, când gameții masculi sunt mobili, iar cei femeli imobili; caracterizează unele alge brune (*Fucus*), briofitele, pteridofitele (fig. 1 C);
- *sifonogamie*, când și gameții masculi și cei femeli sunt imobili, dar de formă și mărime diferite; gameții masculi ajung la gametul femel prin intermediul tubului polinic; caracterizează gimnospermele superioare și angiospermele.

Gametangiogamia: nu se formează gameți, ci fecundația are loc între conținuturile a două celule diferite din punct de vedere fiziologic, cu valoare de gametangi; caracterizează unele alge inferioare (*Spirogyra* – mătasea broaștei) și ciuperci inferioare (*Mucor* – mucegai) (fig. 2 A).

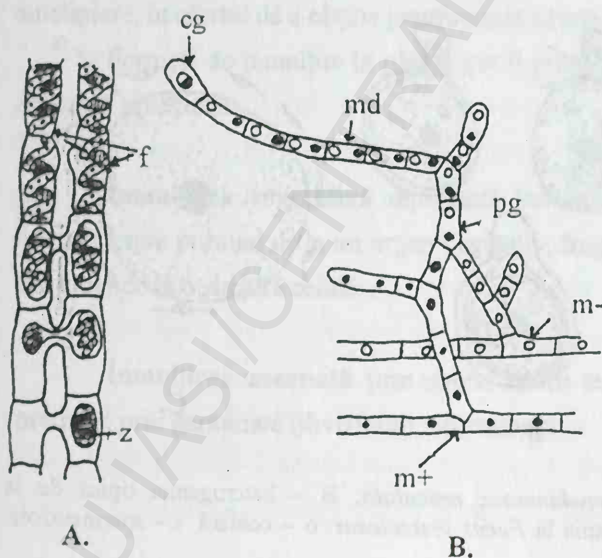


Fig. 2 – A – Gametangiogami la *Spirogyra*; B – somatogami la *Roesleria* (ascomicete): cg - cariogamie, f – filamente, m - miceliu (+ - femel, - - mascul, – dicariotic), pg – plasmogamie z – zigot (A – d. Grințescu 1985, B – d. Lütge și colab. 1988)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Somatogamia: se unesc conţinuturile de la două celule obişnuite (somatice), dar diferite din punct de vedere fiziologic (sexual); caracterizează multe ciuperci superioare (bazidiomicete) (fig. 2 B).

Alternanţa de faze (generaţii)

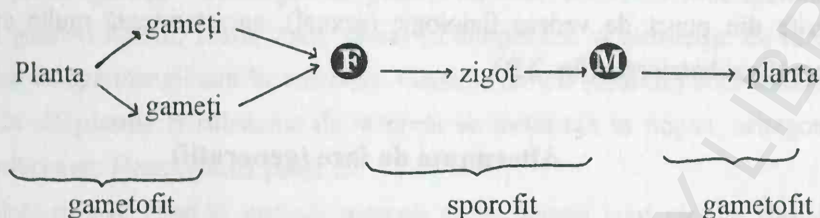
Ciclul de dezvoltare al fiinţelor sexuate este caracterizat prin două fenomene importante: fecundaţia, care dublează numărul de cromozomi ai speciei şi meioza sau diviziunea reducţională, care reduce la jumătate numărul de cromozomi dublat prin fecundaţie. Cele două fenomene împart ciclul vital al individului în două perioade sau faze distincte: faza haploidă sau haplofaza (ce cuprinde ansamblul de generaţii celulare haploide) şi faza diploidă sau diplofaza (ce cuprinde ansamblul de generaţii celulare diploide).

Faza haploidă începe cu meioza şi se încheie cu fecundaţia; se mai numeşte gametofitică, deoarece este partea plantei care formează gameţii. Faza diploidă începe cu fecundaţia şi se termină cu meioza; se mai numeşte sporofitică, deoarece este partea plantei care formează sporii.

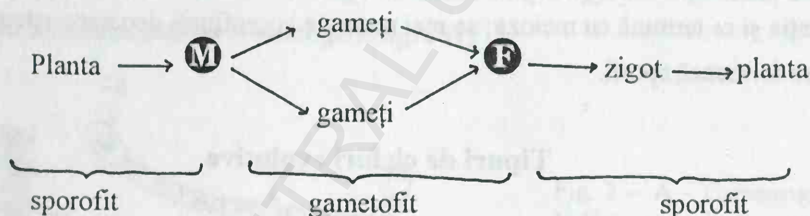
Tipuri de cicluri evolutive

După importanţa relativă a haplofazei (n) şi a diplofazei (2n) în ciclul vital al unui organism se pot distinge trei cazuri posibile.

Starea diploidă este redusă la zigot. Planta este haploidă; gameţii (n) sunt direct produşi de plantă şi se unesc într-un zigot sau ou (2n). Primele două diviziuni ale zigotului sunt reducătoare (deci are loc meioza), astfel încât se formează o nouă plantă haploidă; meioza (M) urmează deci imediat fecundaţiei (F) şi este considerată ca un fenomen de "corecţie". Organismul rezultat se numeşte haplofazic sau haplont. Acest tip de ciclu de dezvoltare se întâlneşte la unele talofite: ciuperci inferioare şi alge filamentoase (*Spirogyra* – mătasea broaştei).



Starea haploidă este redusă la gameţi. Planta este diploidă; celulele care produc gameţi suferă mai întâi cele două diviziuni ale meiozei. Fecundaţia dintre gameţii (n) de sex opus conduce la formarea unui zigot sau ou (2n), rezultând astfel o plantă diploidă; meioza precede deci imediat formarea gameţilor şi fecundaţia, fiind calificată ca un fenomen "preventiv". Organismul rezultat se numeşte diplofazic sau diplont. Acest tip de ciclu de dezvoltare se întâlneşte la unele alge brune (*Fucus*), ca şi la toate animalele pluricelulare.

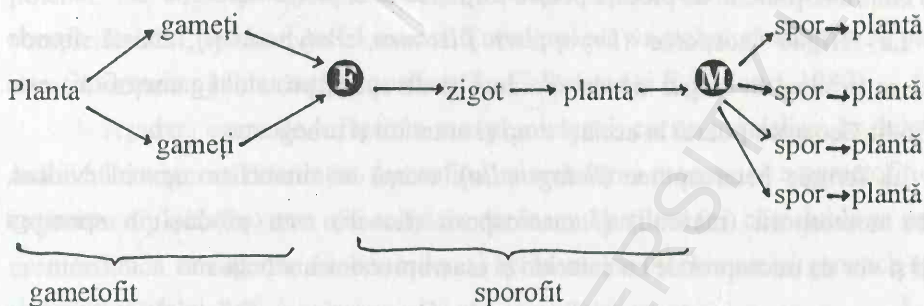


Ciclul de dezvoltare comportă o alternanţă regulată între faza haploidă şi faza diploidă. Planta comportă două faze vegetative: una debutează cu meioza şi se termină cu fecundaţia: este faza haploidă sau gametofitică (ce poartă gameţi); alta începe cu fecundaţia şi se termină cu meioza: este faza diploidă sau sporofitică (ce poartă spori, care vor da fiecare câte o plantă haploidă).

Meioza nu are loc, deci, nici imediat înainte, nici imediat după fecundaţie; ea este separată de două faze vegetative; aparatul vegetativ al plantei este reprezentat fie prin gametofit, fie prin sporofit, fie prin ambele. Organismul este haplo-diplofazic sau diplo-haplofazic. Acest tip de ciclu de dezvoltare se întâlneşte la organisme mai

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

evoluate: unele talofite (de exemplu, alga brună *Laminaria*) şi la toate briofitele (muşchi), pteridofitele (ferigi) şi spermafitele (gimnosperme şi angiosperme) (Toma şi Gostin, 2000).



Reproducerea sexuată: tendinţe evolutive

Meioza şi fecundaţia constituie cei doi poli ai ciclului vital al organismelor; la plante, sporul şi respectiv, zigotul sunt fiecare la originea generaţiilor distincte care alternează: haplofaza (n) şi diplofaza (2n), realizându-se un ciclu haplo-diplofazic. La plantele vasculare modalităţile de reproducere sexuată nu pot fi înţelese decât în strânsă corelaţie cu progresele continue legate de adaptarea la viaţa în mediul terestru.

La plantele vasculare se produce o regresie a haplofazei (sau a gametofitului), care se află progresiv subordonată diplofazei (sau sporofitului). La cele mai primitive – *pteridofitele*, care sunt deja adaptate vieţii terestre prin aparatul lor vegetativ, fecundaţia rămâne încă tributară apei, datorită producerii de anterozoizi mobili. De aceea, ca şi algele, ciupercile şi briofitele, la care nu există organe reproducătoare distincte (flori), pteridofitele sunt incluse în grupa *criptogamelor*.

La pteridofite, reproducerea sexuată este o *heterogamie oogamă*, dar cele două faze care alternează sunt independente una de alta (deoarece protalul sau gametofitul este verde, asimilator, cu rizoizi). Gametofitul (n) aminteşte de talul

algelor şi se numeşte *protal*, fiind redus la o lamă verde, purtătoare de organe sexuale (gametangi): anteridii (mascule) şi arhegoane (femele). Sporofitul (2n) este însăşi planta, care domină gametofitul. După fecundaţie, zigotul va forma un proembrion, apoi un embrion, punctul de plecare pentru formarea unei plante noi.

La ferigile izosporee (*Dryopteris filix-mas, Polypodium*), există fronde (frunze) ce produc un singur tip de sporangi şi de spori; protalul (gametofitul) este hermafrodit, deoarece poartă în acelaşi timp şi anteridii şi arhegoane.

La ferigile heterosporee (*Selaginella*), există un dimorfism sexual evident, deoarece microsporii (masculi) şi macrosporii (femeli) sunt produşi în sporangi distincţi şi vor da microprotale cu anteridii şi macroprotale cu arhegoane.

În ceea ce priveşte specializarea, la *Dryopteris* şi *Polypodium* frondele asimilatoare sunt şi reproducătoare în acelaşi timp, în timp ce la *Selaginella* există două tipuri de fronde: unele numite trofofile, asimilatoare şi altele numite sporofile (microsporofile şi macrosporofile). La speciile de *Equisetum*, sporangii apar grupaţi în strobile, la extremitatea tulpinilor verzi sau pe axe neclorofiliene separate; sporii sunt asemănători din punct de vedere morfologic (izospori), dar diferiţi din punct de vedere fiziologic (heterospori).

La *fanerogame* sau *spermafite*, microsporofilele se numesc stamine, iar macrosporofilele (megasporofilele) se numesc carpele. Ele sunt încorporate într-un ansamblu, ce include adesea şi piese sterile, numit floare.

Staminele produc microsporii (granulele de polen tinere, uninucleate) al căror conţinut corespunde unui gametofit mascul foarte redus.

Macrosporii (megasporii) nu mai sunt eliminaţi la exterior; ei rămân într-un macrosporangiofor numit ovul, solidar cu carpela. Protalul femel sau endospermul primar de la gimnosperme se va dezvolta în interiorul ovulului, într-un ţesut parenchimatic numit nucelă; în endosperm se vor forma arhegoane cu gameţii femeli (oosferele).

Fecundaţia la gimnospermele primitive (*Cycas, Ginkgo*) se realizează încă prin participarea gameţilor masculi mobili. La gimnospermele evoluate (*Pinus, Abies*),

granulele de polen mature vor produce la germinare un tub polinic, care va purta spre oosferă gameţii masculi, imobili, fenomen numit *sifonogamie*.

La gimnosperme, ovulul neînvelit de carpelă va veni în contact direct cu polenul. La angiosperme intervine o protecţie suplimentară: carpelele vor închide complet ovulul, apărând astfel ovarul. Tubul polinic va trebui să traverseze parte din această carpelă până va întâlni oosfera (**J. -C. Roland** şi **F. Roland**, 1987).

Aşadar, avem de-a face, în cursul evoluţiei, cu un paralelism în dezvoltarea individului superior diferenţiat (sporofitul) şi reducerea progresivă a gametofitului. Un organism diploid (2n) este mai rezistent decât unul haploid (n), căci dubla sa garnitură cromozomică rezistă mai bine erorilor şi accidentelor biochimice şi genetice care pot surveni în celulele lor.

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

I. EDIFICAREA FLORII ÎN FILOGENEZĂ; IPOTEZE ŞI TEORII PRIVIND ORIGINEA FLORII

I. 1. TEORIA FOLIARĂ (TEORIA METAMORFOZEI)

În concepţia modernă, floarea este o unitate biologică care cuprinde un complex de organe reproducătoare – stamine şi carpele – protejate sau nu de un înveliş floral.

Până nu demult, floarea era considerată un lăstar metamorfozat al tulpinii, iar părţile sale ca frunze metamorfozate. Cu alte cuvinte, floarea constituie un microblast cu creştere limitată, situat în axila unei frunze modificate – bractee, ale cărui frunze s-au adaptat la funcţia de reproducere.

Această primă definiţie dată florii îi aparţine lui **Goethe**, la începutul secolului al XIX-lea şi este cunoscută ca teoria foliară. Cu unele modificări, ea are o largă răspândire şi în prezent, deoarece se bazează pe numeroase observaţii asupra morfologiei, anatomiei, teratologiei florale, încât apare destul de argumentată.

Conform acestei teorii, integumentul ovulului a luat naştere în urma creşterii uneia sau mai multor frunze sporifere (*macrosporofile* sau *carpele*); scurtându-se ramura fertilă, ele au ajuns în contact cu macrosporangele terminal pe care l-au învelit. Macrosporangele astfel îmbrăcat cu 1-2 integumente a devenit *ovul*. Carpelele cu ovule se află unite pe un ax flexibil, amentiform, care prin scurtare a putut forma un con.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

I. 2. TEORIA TELOMICĂ

A fost elaborată de **Zimmermann** (1930, 1952, 1959). Conform acestei teorii, floarea este o formaţiune ecologică şi fiziologică complexă, alcătuită din axe (telomi) modificate ce poartă organele în care se formează gameţii. Astfel, se consideră că:

- numai sepalele sunt frunze modificate;
- petalele sunt stamine sterile;
- staminele sunt telomi fertili;
- carpelele sunt telomi cladodificaţi sterili ce poartă ovule (*macrosporangiofori*) în care se află macrosporangele fertil (*nucela*) cu macrospor (*sac embrionar*).

Teoria susţine că integumentul ovulului ar fi luat naştere dintr-un sistem telomic de tip *Rhynia*, format din ramificaţii sterile şi fertile; din mijlocul acestui sistem s-a diferenţiat o nucelă fertilă, protejată de ramificaţii sterile care treptat s-au sudat, dând naştere învelişului nucelei numit integument.

Teoria telomică, susţinută de numeroşi botanişti, infirmă astfel natura foliară a carpelelor şi staminelor, pe care le consideră ca fiind organe de origine axială, ce au apărut nu din frunze, ci o dată cu acestea.

I. 3. IPOTEZA EUANTICĂ (SAU A FLORII ADEVĂRATE)

(Bessey, 1893; Hallier, 1896)

Susţine că floarea primitivă a angiospermelor este cea bisexuată (hermafrodită), provenită din floarea hermafrodită a gimnospermelor primitive de tip *Bennettitales* (grup fosil apărut în Triasic, atingând apogeul în Jurasicul superior şi Cretacicul inferior, stingându-se în Cretacicul superior).

- carpelele din mijlocul florii, prin sudare au închis la interior ovule, dând naştere la mai multe pistile libere;

- prin contopirea sacilor polinici (microsporangi) de pe microsporofile s-au format staminele cu 4 saci polinici;
- din staminele exterioare devenite sterile au rezultat petalele;
- din bracteele bazale s-au format sepalele.

Florile *unisexuate* de la unele angiosperme au luat naştere din cele bisexuate prin avortare.

O astfel de floare bisexuată alcătuită din numeroase pistile şi stamine libere, învelişuri florale nedefinite dispuse spirociclic au *magnoliaceele* şi *ranunculaceele*, care sunt considerate ca derivând din gimnospermele străvechi de tipul bennettitalelor.

În sprijinul acestei ipoteze se aduc următoarele argumente:

- la unele magnoliacee (*Drymis*) lemnul este homoxil, cu traheide având punctuaţii areolate, ca şi la gimnosperme;
- floarea angiospermelor primitive (policarpice) este bisexuată, solitară şi mare, cu învelişuri florale nediferenţiate în caliciu şi corolă ca şi la bennettitale;
- la policarpice numărul elementelor florale este variabil, de obicei mare, fiind dispuse spiralat pe axa florală, ca şi la bennettitale;
- la magnoliaceele primitive (*Degeneria vitiensis*), sacii polinici sunt liberi, neuniţi, ca şi la gimnospermele primitive;
- la *Drymis, Degeneria,* carpelele nu s-au închis complet, deci nu există un ovar adevărat, amintind de solzii carpelari ai gimnospermelor.

I. 4. IPOTEZA PSEUDANTICĂ (SAU A FLORII FALSE)

(Wettstein, 1924)

Conform acestei teorii angiospermele au evoluat din *Gnetales*. Din floarea unisexuată a gnetalelor a rezultat floarea primelor angiosperme lemnoase monochlamidee (*Fagaceae, Betulaceae, Juglandaceae, Salicaceae*) în felul următor:

- contractarea, urmată de sudarea a două stamine de tip *Ephedra* a dus la formarea de noi stamine cu 4 saci polinici;

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- din bracteele bazale au rezultat învelişurile florale (caliciu), constituindu-se o floare ♂ de angiospermă monoclamidee;
- în urma concreşterii bracteelor de la baza ovulelor pe care le-au învelit complet a rezultat pistilul, respectiv floarea ♀ de la monochlamidee.

Conform acestei teorii, florile bisexuate ar fi rezultat dintr-o inflorescenţă mixtă de la gnetale, în vârf cu flori ♀, iar la bază cu flori ♂, între florile ♀ şi ♂ existând bractei.

Bracteele de la bază s-au sudat în jurul ovulelor, formând pistilul, iar staminele unindu-se câte două au format stamina cu 4 saci polinici. Din bracteele şi frunzele bazale au rezultat prin metamorfoză petalele şi sepalele, iar inflorescenţa de tip gnetales s-a transformat într-o floare bisexuată de angiospermă.

Argumente:

- monochlamideele, cu mici excepţii, sunt lemnoase ca şi gimnospermele, având flori unisexuate;
- polenizarea este anemofilă;
- lemnul secundar al gnetalelor conţine pe lângă traheide şi trahei;
- timpul prelungit dintre polenizare şi fecundaţie, caracteristic gimnospermelor, a fost observat şi la monochlamideele amentifere;
- apariţia la gnetale (*Ephedra campylopoda*) a începutului de dublă fecundaţie cu formare de endosperm secundar.

I. 5. ORIGINEA CARPELEI: DIFERITE TEORII ŞI DATE ACTUALE

I. 5. 1. Teoria lui Albert şi Parkin (1908)

Presupune că angiospermele ar proveni din *Bennettitales*, grup fosil ce aparţine prespermafitelor. Dezvoltarea lor a fost maximă în Jurasic, dar s-au extins şi în Cretacic. Această teorie se bazează pe faptul că Bennettitalele prezintă o structură reproductivă de tip „floare": pe un receptacul bombat se află numeroase ovule, între care se află bractei. Principala critică a acestei teorii este faptul că Bennettitalele nu prezintă o structură care să amintească cu adevărat de cea a carpelei.

I. 5. 2 Teoria lui Thomas (1925)

Presupune că angiospermele ar deriva tot dintr-un grup fosil de prespermafite şi anume *Caytoniales*. Acestea prezintă organe reproducătoare asemănătoare cu cele ale unei flori; organul reproducător femel este format dintr-un rahis cu utricule ce închid ovule, iar cel mascul din numeroase stamine dispuse tot pe un rahis.

I. 5. 3. Teoria lui Retallack şi Dilicher (1981)

Conform acestei teorii, originea angiospermelor ar fi în grupul glossopteridalelor, plante fosile (prespermafite), a căror extincţie masivă a avut loc la sfârşitul permianului.

* *
*

Angiospermele pot fi considerate un grup polifiletic, ai cărui membri derivă din două sau mai multe grupe de plante ancestrale (*Bennettitales, Caytoniales, Glossopteridales*); prezenţa carpelelor este considerată, în acest caz, un fenomen de convergenţă. Însă construirea unor arbori filogenetici bazată pe secvenţionalizări de gene indică faptul că angiospermele sunt un grup monofiletic.

Ultimele două teorii prezentate sunt acceptate astăzi pentru a explica originea carpelei, prin afilierea angiospermelor la *Caytoniales* sau *Glossopteridales*. Legat de acestea, trei mecanisme de apariţie a carpelei sunt mai importante:

1. *Carpela de la angiosperme provine din utricula de la Caytoniales;* aceasta, cu numeroase ovule unitegmentate, s-a închis formând o structură ce protejează ovulele. Acest mecanism nu poate însă explica apariţia celui de al doilea integument prezent astăzi la numeroase specii de angiosperme.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

2. *Carpela de la angiosperme provine din utricula de la Caytoniales;* în acest caz rahisul s-a dezvoltat foarte mult, devenind o structură carpelară ce a închis cele două şiruri de utricule. În paralel, în fiecare utriculă numărul ovulelor s-a redus până la unul; acesta a fost învelit de peretele utriculei, care a devenit astfel cel de al doilea integument al ovulului (fig. 3 A).
3. *Carpela de la angiosperme provine din bracteea purtătoare de sporofile multiovulare de la Glossopteridales.* Numărul de ovule unitegmentate de pe fiecare sporofilă s-a redus la unul; sporofila a înconjurat ovulul, devenind astfel al doilea integument. Bracteea s-a pliat şi s-a închis, devenind astfel carpela ce protejează ovulele bitegmentate (fig. 3 B). Această teorie nu este în dezacord cu o eventuală filiaţie între *Caytoniales* şi *Glossopteridales*. Bracteea acestora din urmă ar putea sta la baza structurii reproducătoare femele de la *Caytoniales*. În acest caz bracteea s-a redus la rahis, iar sporofilele purtătoare de ovule s-au repliat, formând utricule.

O analiză filogenetică recentă a angiospermelor (**Doyle**, 1996), bazată pe compararea unor elemente morfologice, arată că angiospermele sunt înrudite atât cu Caytonialele, cât şi cu Bennettitalele, Gnetalele şi Glossopteridalele. Poziţia bazală a Glossopteridalelor în arborele filogenetic sugerează faptul că din ele provin toate celelalte grupe mai sus menţionate. Această radiere ar fi avut loc la sfârşitul Permianului, când Glossopteridalele au suferit o extincţie masivă. Aceste date sunt în concordanţă cu mecanismul de apariţie al carpelei propus de **Retallack** şi **Dilcher**.

Studiile asupra dezvoltării ovulului au suscitat noi dezbateri. La *Arabidopsis thaliana*, mutanta *bel* 1, se observă transformarea integumentului extern al ovulului într-o formaţiune de tip carpelar; aceasta pare să indice o structură ancestrală (utriculară) ce poate să se transforme la fel de bine într-un integument ovular sau într-o carpelă, funcţie de o modificare simplă a programului morfogenetic.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

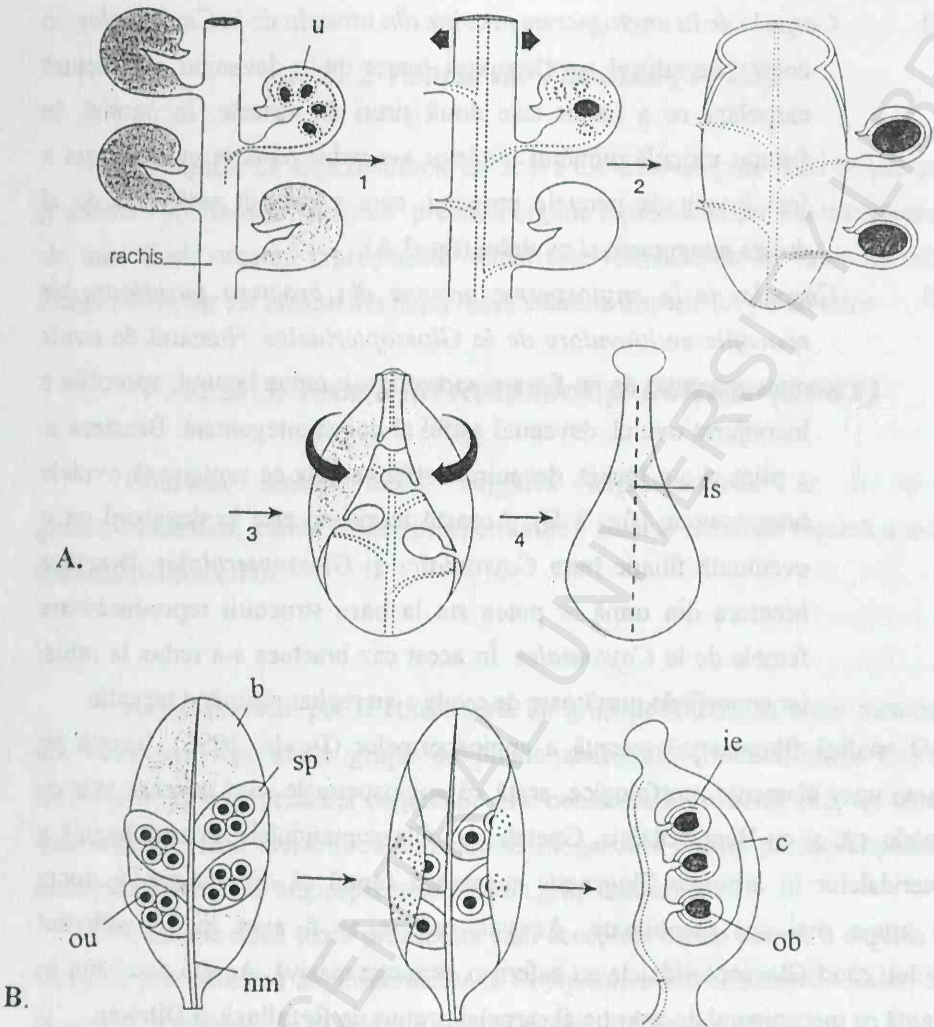


Fig. 3 – Originea carpelei: două mecanisme posibile: A – evoluţia plecând de la organul reproducător femel de la Caytoniale: închiderea mai multor ovule în utriculă (1,2), rezultând astfel ovule unitegmentate şi închiderea acestora într-un repliu al rahisului, rezultând ovule bitegmentate (3,4); B - evoluţia plecând de la organul reproducător femel de la Glossopteridale: bractea se închide formând carpela, iar din sporofile provine al doilea integument al ovulelor unitegmentate: b – bractee, c – carpelă, ie – integument extern, ls – linie de sutură, o – ovul (b – bitegmentat, u – unitegmentat), nm – nervură mediană, sp – sporofilă, u – utriculă (d. Kleiman, 2001)

UNIVERSITY LIBRARY

II. MORFOLOGIA ŞI STRUCTURA FLORII

II. 1. DISPUNEREA PIESELOR FLORALE

La unele grupe de angiosperme, considerate primitive, determinarea creşterii este mai puţin pronunţată decât la familiile mai evoluate. La speciile din familiile mai puţin evoluate, activitatea meristemului apical este prelungită şi astfel numărul pieselor florale este mai mare şi în număr nedefinit (Esau, 1965). De regulă, aceste plante au flori cu axa lungă, cu sepalele, petalele, staminele şi carpelele dispuse succesiv, în această ordine, pe cercuri sau pe spirale distincte. Similaritatea dintre organizarea florii şi cea a tulpinii nu este greu de observat mai ales la speciile cu flori *spirociclice*.

La speciile aparţinând familiilor evoluate, perioada de creştere a meristemului apical este scurtă şi strict determinată, astfel încât numărul pieselor florale este mic şi constant. În acest caz asemănarea cu tulpina este mai greu de făcut. La aceasta concură şi faptul că piesele florale sunt dispuse pe verticile, care pot concreşte uneori (aceasta reprezintă o trăsătură specifică pentru speciile din familiile evoluate); unele elemente dintr-un verticil pot lipsi, florile pot fi zigomorfe, iar ovarul din superior devine inferior.

Florile cu grade diferite de specializare formează serii morfologice. Gradul de fuziune a sepalelor, petalelor, staminelor şi carpelelor variază foarte mult, funcţie de specie şi în verticile diferite din aceeaşi floare. Periantul poate fi sau nu diferenţiat în caliciu şi corolă, pot apărea forme de tranziţie între sepale şi petale sau între petale şi stamine; de asemenea, unele verticile pot lipsi la unele flori.

➤ *Sistemul vascular al florii*

La florile plantelor din familiile mai puţin evoluate, cu ovar superior (hipogine), sistemul vascular este comparabil cu cel al tulpinii, la care ţesutul conducător dă naştere la ramuri ce pătrund în organele laterale.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Dacă receptaculul este alungit, elementele florale se pot dispune conform regulilor filotaxiei, iar fasciculele vasculare sunt dispuse ordonat şi interconectate (fig. 4 A). Însă la plantele din familiile evoluate, ce au flori epigine, dispunerea ţesuturilor conducătoare suferă modificări datorate mai ales distanţei scurte dintre verticile.

La florile hipogine, pedunculul floral prezintă un cilindru vascular ce înconjoară măduva şi este înconjurat de scoarţă (fig 4 B). La nivelul receptaculului (fig. 4 C, D), lângă punctul de inserţie a fiecărei sepale de desprind urme vasculare ce intră în acestea. Fiecare sepală are, de regulă, mai multe fascicule conducătoare, ca şi frunzele de pe tulpina foliată. După acest nivel fasciculele conducătoare pătrund în corolă, câte unul sau mai multe pentru fiecare petală (fig. 4 E). La un nivel superior, urmele vasculare ce intră în stamine devin vizibile (de regulă câte una pentru fiecare stamină) (fig. 4 F, G). În final, ultimele fascicule conducătoare intră în carpele (fig. 4 F, G). De regulă sunt câte trei fascicule pentru fiecare carpelă (una centrală şi două laterale), dar putem întâlni şi cazuri în care sunt mai mult de trei fascicule vasculare ce pătrund intr-o carpelă (*Gentianaceae*). Fascicule subţiri, din fiecare carpelă, de regulă derivate din fasciculele laterale, conectează sistemul vascular al acesteia cu ovulele. Fasciculele placentare pot proveni şi din fasciculul median (unele Ranale). În cadrul carpelei sistemul vascular se prelungeşte în stil (fig. 4 H).

Cele mai multe modificări ale sistemului conducător faţă de varianta descrisă anterior se asociază cu fuziunea unor piese florale. La multe flori, fasciculele laterale ce intră în carpele fuzionează cu cele de la carpelele vecine. Reducerea numărului de fascicule conducătoare se asociază cu lipsa unor piese florale.

Dezvoltarea sistemului vascular la florile epigine este mai complicată. În acest caz ovarul este implantat într-un ţesut care nu are legătură cu carpela. Unii autori interpretează acest ţesut ca provenind din bazele sepalelor, petalelor şi staminelor, care au concrescut în cursul evoluţiei.

La unele specii cu flori epigine (*Santalaceae, Juglandaceae*), ovarul este doar parţial împlântat în ţesutul receptacular. Fasciculele conducătoare străbat axa florală până la punctul de inserţie a celorlalte piese florale, apoi coboară spre carpelă.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

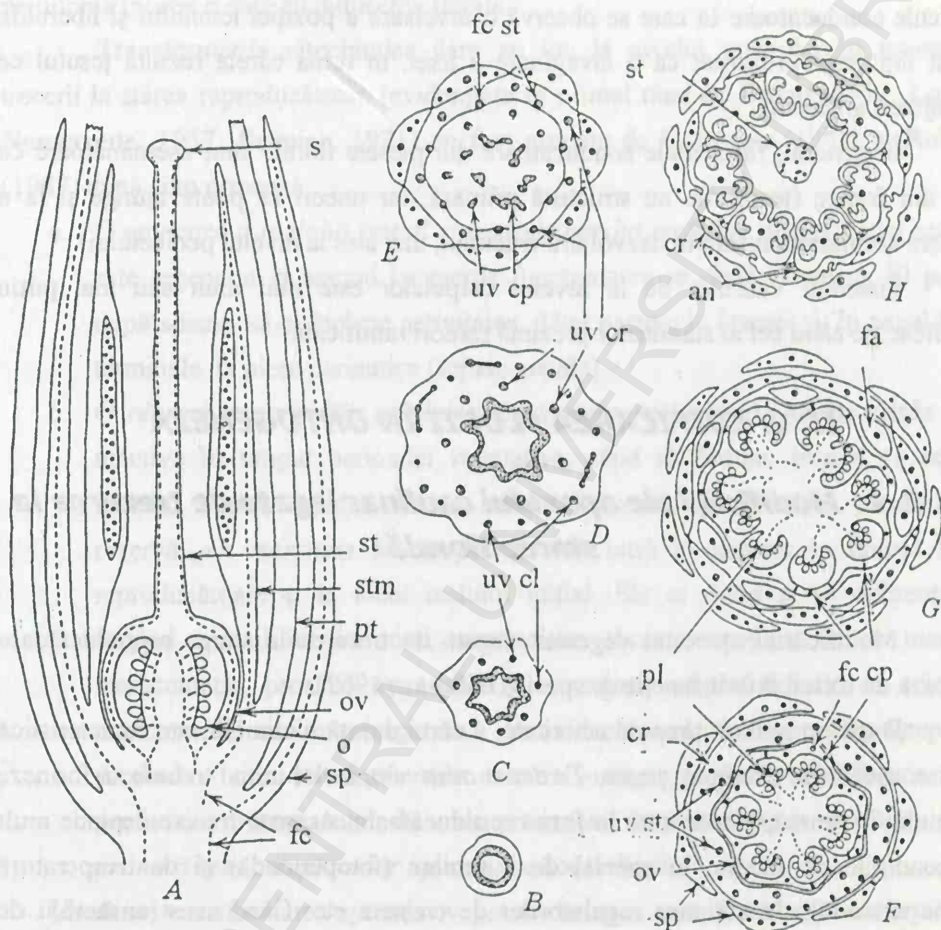


Fig. 4 – Secțiuni longitudinale (A) și transversale (B – H) prin floarea de la tomate (*Lycopersicon esculentum*): an – anteră, cr – corolă, fa – filamentul staminei,fc – fascicul conducător (cp – carpelar, st – al staminei), ov – ovar, o – ovul, pl – placenta, pt – petală, sp – sepală, stm – stamină, s – stigmat, st – stil, uv – urme vasculare (cl – ale caliciului, cp – ale carpelei, cr – ale corolei, st – ale staminei) (d. Esau, 1965)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Vascularizarea țesutului receptacular este realizată prin intermediul unor fascicule conducătoare în care se observă o inversare a poziției lemnului și liberului. Acest fapt este prezentat ca o invaginare a axei, în urma căreia rezultă țesutul ce înconjoară gineceul.

În general, fasciculele conducătoare din piesele florale sunt asemănătoare cu cele din frunze (țesuturile au structură primară, iar uneori se poate ajunge și la o creștere secundară în timpul dezvoltării fructului, mai ales la nivelul pedicelului).

Sistemul vascular de la nivelul carpelelor este mai mult sau mai puțin ramificat, pe când cel al staminelor prezintă rareori ramificații.

II. 2. EDIFICAREA FLORII ÎN ONTOGENEZĂ

II. 2. 1. Modificări ale apexului caulinar legate de trecerea la starea florală

Modificările apexului vegetativ legate de trecerea la starea reproducătoare urmează un traseu diferit funcție de specie (**Hillman**, 1962).

După un anumit timp de activitate, a cărui durată minimală este caracteristică fiecărei specii (de exemplu, pentru *Triticum aestivum*, inelul inițial trebuie să formeze cel puțin 7 frunze), planta intră în faza reproducătoare. Această trecere depinde mult de condițiile de mediu, în special de iluminare (fotoperioadă) și de temperatură (termoperioadă), de acțiunea regulatorilor de creștere etc. Când acest ansamblu de condiții endogene și exogene este realizat, intervine o schimbare profundă în funcționarea meristemului vegetativ, care se transformă în meristem reproducător.

Florile se formează în vârful tulpinii, în vârful ramurilor laterale sau în ambele. Astfel se formează inflorescențele, prezente la un mare număr de angiosperme și care sunt foarte variate.

În cazul inflorescențelor racemoase, în momentul inițierii florale începe dezvoltarea mugurilor laterali; în vârful ramurilor astfel rezultate se formează florile

inflorescenței. La inflorescențele cimoase schimbarea modului de inserare a frunzelor pe tulpină începe o dată cu inducerea florală.

Transformările citochimice care au loc la nivelul apexului în momentul trecerii la starea reproducătoare (evidențiate în primul rând de **Buvat**, 1952; **Lance-Nougarède**, 1957; **Bernier**, 1971) au fost grupate de **Catesson** (1964) și **Roland** (1987) după cum urmează:

a. *O epuizare a inelului inițial și a meristemului medular*. Inelul inițial nu mai este regenerat și apexul își pierde funcționarea sa plastochronică. El poate, după specie, să-și încheie activitatea, dând naștere la bractei și, în cazul florii terminale, la piese periantice (sepale, petale).

b. *O reluare a activității celulelor din zona apical-axială*. Aceste celule erau inactive în timpul perioadei vegetative, când se formau frunze pe seama inelului inițial. Așadar, aceste celule din zona apical-axială constituie o rezervă, *un meristem în așteptare*, care intră în acțiune în timpul fazei reproducătoare și ia locul inelului inițial. Ele se divid și se diferențiază, lărgind apexul într-un mod caracteristic. Acesta, acoperit de un manșon meristematic, prezintă un aspect și o zonare complet diferite de cele ale meristemului caulinar (vegetativ). În mod obișnuit, meristemul în așteptare, produce – prin structurile sale externe – organele fertile ale florilor și în profunzime receptaculul, de unde și termenii de *promeristem sporogen* și de *promeristem receptacular* aplicați acestor teritorii.

Urmărind transformarea apexului vegetativ în apex reproducător, avem în vedere inducția, inițierea și dezvoltarea florală.

➤ **Inducția florală** reprezintă ansamblul proceselor biochimice, hormonale, genetice și fiziologice care determină transformarea apexului vegetativ în apex reproducător, procese care se desfășoară simultan, fiind condiționate de factori meteorologici și factori de nutriție.

Ajungerea la „maturitatea de înflorire" depinde de gene specifice. Astfel, plantele de *Arabidopsis thaliana* mutante pentru gena *CONSTANS (CO)* înfloresc mult

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

mai târziu decât plantele normale; această genă este deci implicată în controlul înfloririi la *Arabidopsis thaliana*. Pe de altă parte, transgeneza genei *CO* accelerează înflorirea: produşii de expresie ai acestei gene, când sunt acumulaţi în cantitate suficientă, declanşează înflorirea. Este posibil ca ARN m al genei *CO* să se acumuleze, în cursul creşterii vegetative, până la o cantitate suficientă la care înflorirea devine posibilă. Deci, produşii acestei gene se acumulează, constituind un sistem de măsură al vârstei plantei (Ma, 1997).

➤ **Iniţierea florală** reprezintă ansamblul modificărilor morfologice ale meristemului reproducător în procesul de transformare în floare sau inflorescenţă.

Numeroase studii citologice şi biochimice au arătat că, în cursul activării meristemului vegetativ, au loc următoarele procese:

- Diviziunile celulare sunt activate în tot meristemul, dar mai ales în zona sa centrală. Această activare poate fi mimată de aplicarea de citochinine pe apexul caulinar de la *Sinapis alba*, ceea ce demonstrează faptul că inducerea diviziunilor este realizată de citokinine endogene.
- Metabolismul energetic este stimulat în strânsă legătură cu creşterea cantităţii de glucide de la nivelul meristemului. În consecinţă, numărul de mitocondrii creşte, iar la unele specii (*Spinacia oleracea*) enzimele implicate în calea pentozo-fosfatului sunt activate.

Sinteza ARN – ului şi a proteinelor creşte semnificativ. Aceste modificări sunt, de regulă, însoţite de fragmentarea vacuolelor şi creşterea nucleolilor. Dacă modificările cantitative sunt evidente, nici modificările calitative nu sunt de neglijat.

În cazul apexului vegetativ putem distinge trei straturi celulare: L1, L2 (ce formează tunica şi în care diviziunile sunt anticline) şi L3 (ce formează corpusul, în care diviziunile sunt anticline, pericline şi oblice). De obicei, din L1 rezultă ţesuturile epidermice, din L2 ţesuturile subepidermice, iar din L3 ţesuturile interne ale frunzelor (fig. 5 A). Când se face trecerea de la starea vegetativă la cea reproducătoare, cele trei straturi descrise mai sus participă la formarea organelor florale (fig. 5 B), aşa cum au participat şi la formarea frunzelor în etapa precedentă, însă dezvoltarea şi creşterea

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

apicală a meristemului caulinar sunt complet modificate. Conform teoriilor recente (**Huala** și **Susex**, 1993), trecerea la meristemul floral este însoțită de o serie de modificări:

- se schimbă tipul de organe ce iau naștere din activitatea apexului caulinar (în loc de frunze se formează piese florale);
- se reduce foarte mult lungimea internodurilor ce separă verticilele de organe florale;
- se modifică filotaxia (modul de dispunere a organelor nou formate unele în raport cu celelalte);
- se trece de la o creștere nedeterminată la una determinată.

Cantitățile reduse de țesut fac imposibile determinările cantitative ale ARN - ului și a proteinelor specifice prin tehnicile clasice. La sfârșitul anilor 80, unele gene ce se manifestă în apexul vegetativ, în momentul trecerii la starea reproducătoare au fost identificate prin studiul unor mutanți. Prin hibridare *in situ* s-a stabilit faptul că unele gene se manifestă numai într-un tip de meristem, altele în toate tipurile de meristeme (vegetativ, al inflorescenței și floral), dar în zone diferite, iar altele se manifestă identic în toate cele trei tipuri de meristeme (fig. 6).

Aceste date indică faptul că tranziția de la meristemul vegetativ la cel floral necesită, fără îndoială, activarea unor gene specifice și modificarea programelor morfogenetice specifice, existente în meristemul vegetativ, fenomene induse de mesagerii interni ai înfloririi.

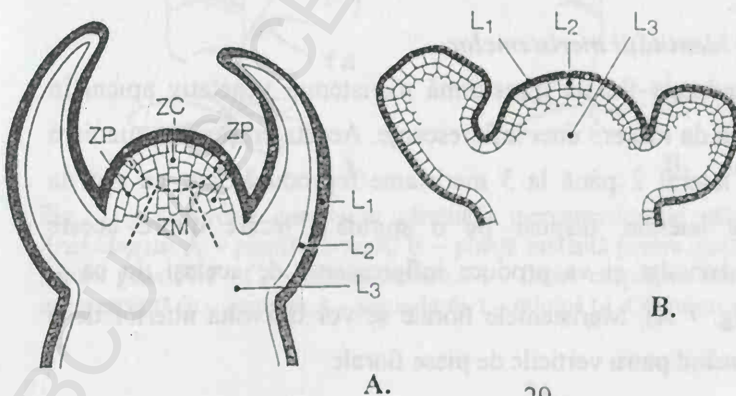
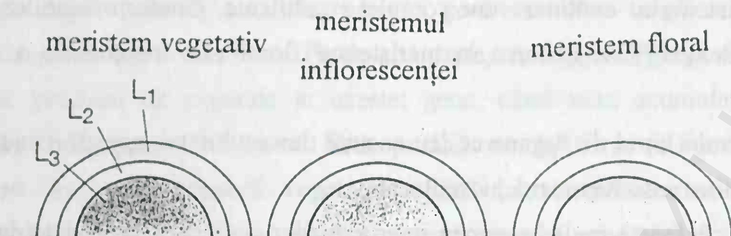
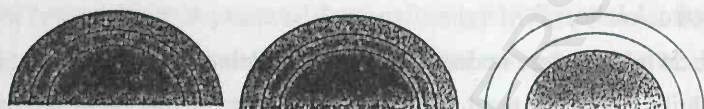


Fig. 5 – Organizare meristemului caulinar vegetativ (A) și a celui floral (B) (secțiuni longitudinale): c – corpus, t – tunica, Z – zonă (C – centrală, M – medulară, P – periferică (d. Huala și Susex, 1993)

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



A. localizarea regiunilor în care este transcrisă gena *KN 1*



B. localizarea regiunilor în care este transcrisă gena *CDC 2*



C. localizarea regiunilor în care sunt transcrise genele *LFY* și *AP 1*

Fig. 6 – Expresia genetică a meristemelor în timpul tranziției de la starea vegetativă la cea reproducătoare: A – expresia genei *KN – 1* la porumb; gena *KN – 1* este implicată în menținerea stării meristematice a celulelor; B – expresia genei *CDC 2* la *Arabidopsis thaliana*; această genă este un regulator al diviziunilor celulare; C – expresia genelor *LFY* și *AP 1* la *Arabidopsis thaliana*; aceste gene sunt responsabile de identitatea meristemului floral. Zonele cenușii sunt cele în care genele respective sunt transcrise (d. Kleiman, 2001)

➤ ***Controlul genetic al identității meristemelor***

La *Arabidopsis*, inducția florală transformă meristemul vegetativ apical în meristem reproducător ce va da naștere unei inflorescențe. Acesta crește de o manieră nedeterminată, producând lateral 2 până la 5 meristeme reproducătoare, ce vor da naștere unor inflorescențe laterale, dispuse pe o spirală. Fiecare dintre aceste meristeme laterale se va dezvolta și va produce inflorescențe de același tip ca și inflorescența principală (fig. 7 A). Meristemele florale se vor dezvolta ulterior de o manieră determinată, producând patru verticile de piese florale.

La mutantele pentru gena *TERMINAL FLOWER (TFL1)* meristemul inflorescenței se dezvoltă rapid într-o floare terminală, iar ulterior se mai formează câteva flori laterale (în locul inflorescențelor laterale). Rezultă astfel o inflorescență cu o arhitectură mult mai simplă, puțin ramificată. În acest caz, meristemul inflorescenței, ce avea creștere nedefinită, se transformă în meristem floral cu creștere definită. *Deci gena TFL 1 este responsabilă de identitatea meristemului inflorescenței* (fig. 7 B).

La mutantele de *Arabidopsis* pentru gena *LEAFY (LFY)* sau pentru gena *APETALA (AP1)* florile bazale sunt înlocuite de tulpini sau de inflorescențe cu creștere nedefinită, funcție de fotoperioadă. Florile superioare sunt înlocuite de flori anormale, cu piesele florale dispuse în lungul unei tulpini (fig. 7 C). Astfel, meristemul floral cu creștere definită este convertit în meristem vegetativ cu creștere nedefinită. Deci, genele *LFZ* și *AP1* sunt responsabile de identitatea meristemului floral.

Genele *TFL1* se manifestă în centrul meristemului inflorescenței, sub apex; genele *LFZ* și *AP1* se manifestă specific în primordiile meristemelor florale și în meristemele florale dezvoltate.

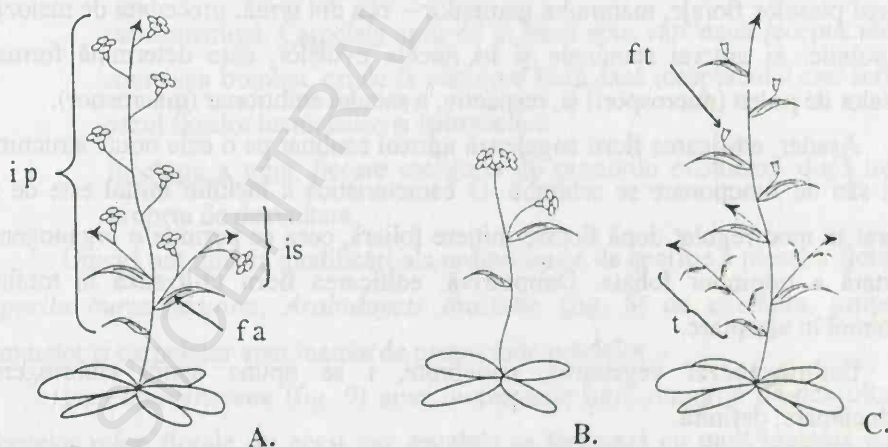


Fig. 7 – Controlul genetic al identității meristemelor de către genele *TFL1* și *LFY* la *Arabidopsis*: A – plantă normală, B – plantă mutantă pentru gena *TFL 1*, C – plantă mutantă pentru gena *FLY* : f a – frunză axilară, f t – floare cu piesele florale dispuse pe o tulpină, i – inflorescență (p – primară, s – secundară), t – tulpină (d. Okamuro și colab., 1993)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Analiza unor mutaţii combinate ce afectează genele *TFL1*, *LFY* şi *AP1* au relevat faptul că produşii de expresie ai genelor *LFY* şi *AP1* inhibă acţiune genei *TFL1* în meristemul floral, menţinând, în acelaşi timp identitatea acestuia. Reciproc, produşii genei *TFL1* inhibă activitatea produşilor genelor *AP1* şi *FLY* în meristemul inflorescenţei, păstrându-i astfel identitatea. Acest antagonism al genelor *TFL1* şi *LFY/AP1* este esenţial pentru separarea meristemelor inflorescenţelor de cele florale.

Rezultate asemănătoare au fost obţinute şi la *Antirrhinum*, unde au fost izolate gene ce prezentau o secvenţionalizare omoloagă cu cea obţinută la genele ce controlează identitatea meristemelor la *Arabidopsis*, gene ce manifestau relaţii antagoniste similare.

Aceste rezultate sugerează faptul că mecanismele fundamentale de control al identităţii meristemelor sunt conservate, dacă nu chiar identice, la familii îndepărtate din punct de vedere filogenetic, cum sunt *Brassicaceele* şi *Scrophulariaceele*.

➤ **Dezvoltarea florală** se caracterizează prin creşterea primordiilor florale, formarea pieselor florale, maturarea gameţilor – cea din urmă, precedată de meioză în sacii polinici ai anterei staminale şi în nucela ovulelor, care determină formarea granulelor de polen (microspori) şi, respectiv, a sacului embrionar (macrospor).

Aşadar, edificarea florii angajează apexul caulinar pe o cale nouă: structura şi modul său de funcţionare se schimbă. O caracteristică a inelului iniţial este de a fi restaurat în mod regulat după fiecare iniţiere foliară, ceea ce permite o organogeneză nelimitată a tulpinilor foliate. Dimpotrivă, edificarea florii utilizează în totalitate meristemul în aşteptare.

Embriogenezei vegetative, nedefinite, i se opune astfel embriogeneza reproducătoare, definită.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

II. 2. 2. Formarea pieselor florale

Se desfăşoară în trei etape:

- în prima etapă se edifică sepalele (caliciul); acestea iau naştere lateral şi succesiv, la baza meristemului reproducător, pe seama *inelului inițial*. Ele acoperă curând un manşon meristematic reprezentând un apex neted şi bombat; din acest manşon se vor forma restul pieselor florale.
- în a doua etapă are loc individualizarea diferitelor teritorii ale organogenezei, adică schiţarea petalelor, staminelor şi a carpelelor; dacă formarea sepalelor o precede net pe cea altor piese, formarea petalelor, staminelor şi a carpelelor – deşi nu este chiar simultană – reprezintă faze care interferează în timp. Când sepalele sunt deja foarte dezvoltate, celelalte piese florale se află abia în stare de primordii.

  Petalele apar simultan deasupra şi uneori între sepale; staminele se dispun inelar într-un singur sau pe mai multe verticile. Staminele fiecărui verticil se ridică în acelaşi timp; dezvoltarea lor este mai adesea centripetă, mai rar centrifugă. Carpelele apar de la bază spre vârf dacă receptaculul este conic sau bombat, ori de la vârf spre bază dacă receptaculul este scobit, în cazul florilor hemiciclice şi spirociclice.
- în etapa a treia, fiecare categorie de primordii evoluează după un mod propriu de dezvoltare.

Uneori pot apărea modificări ale ordinii tipice de apariţie a pieselor florale. La *Capsella bursa-pastoris*, *Arabidopsis thaliana* (fig. 8) de exemplu, primordiile staminelor şi carpelelor apar înainte de primordiile petalelor.

La *Papaveraceae* (fig. 9) apar discrepanţe între ritmurile de dezvoltare ale diferitelor piese florale. În acest caz sepalele se formează cu mult înaintea apariţiei celorlalte elemente ale florii. Petalele, staminele şi carpelele apar într-o succesiune rapidă.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

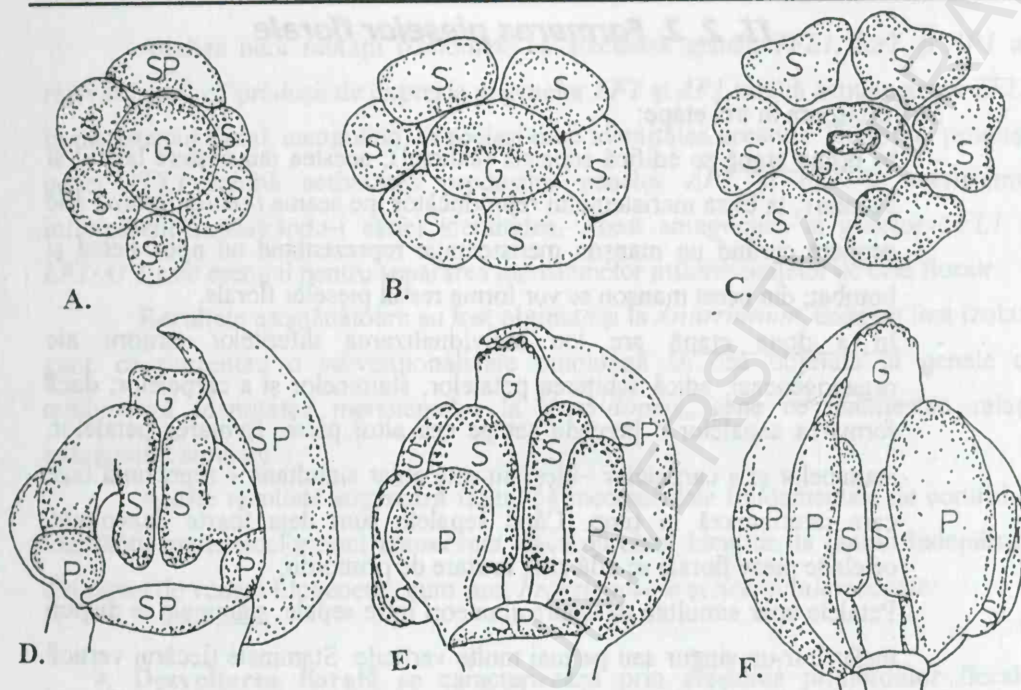


Fig. 8 – Dezvoltarea florii de la *Arabidopsis* – formarea primordiilor organelor reproducătoare (A – C) și a pieselor învelișului floral (D – F): G – gineceu, P – petală, S – stamină, SP – sepală (d. Smyth și colab., 1990)

Formarea pieselor florale – spre deosebire de inițierea frunzelor în timpul creșterii vegetative – este guvernată de un complex de factori, dintre care un rol important îl are balanța hormonală.

Experimentele de microchirurgie efectuate pe flori de *Primula* (extirparea unor primordii florale) au indicat că floarea trece printr-o succesiune de etape fiziologice, ce permit formarea regulată a pieselor florale în ordine normală (Cusick, 1956).

Piesele florale pot fi libere sau pot concreşte în cadrul unui verticil sau în verticile diferite. Se pot întâlni în acest caz trei situații distincte:

- verticilul apare ca o unitate încă din stadiul de primordiu; în acest caz piesele florale sunt unite chiar de la origine;

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- primordiile elementelor unui verticil apar apropiate unele de altele, iar unirea lor are loc în timpul ontogenezei;
- unirea pieselor florale are loc printr-o combinaţie a celor două căi descrise anterior.

Caliciul şi corola de la *Datura*, de exemplu, concresc prin fuziune ontogenetică. La *Vinca*, corola are două părţi: una formată prin creştere ţesutului receptacular, la baza petalelor, alta provenind din unirea bazelor petalelor, iniţial libere.

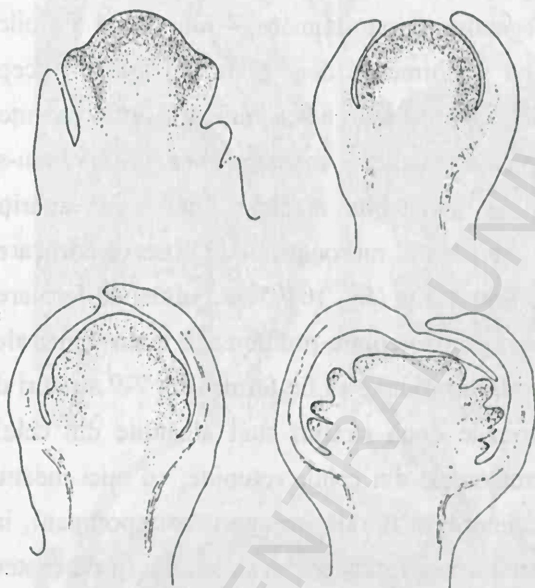


Fig. 9 – Dezvoltarea florii d *Papaver somniferum* (d Gorenflot, 1989)

Dezvoltarea carpelei ca o structură închisă implică unirea ontogenetică a marginilor ei. Formarea unui gineceu sincarp este asociată cu unirea carpelelor fie încă din stadiul de primordii, fie în cursul ontogenezei, în proporţii variabile. Se cunosc cazuri de unire ontogenetică a carpelelor şi staminelor (*Orchidaceae*). Însă atunci când staminele sunt inserate pe tubul corolei, ele provin, de regulă, dintr-un singur primordiu şi devin distincte prin creştere laterală.

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

➢ Morfogeneza florală la *Chrysanthemum balsamita*

La *Chrysanthemum balsamita* f. *balsamita*, inflorescența este un calatidiu (capitul) format din flori fertile, tubuloase, de culoare galbenă în centru și din flori femele, ligulate, cu simetrie bilaterală, de culoare albă; la f. *balsamitellum* lipsesc florile ligulate de pe marginea inflorescenței. La ambele forme morfogeneza florală se desfășoară în același mod, cu deosebirea că, la f. *balsamita* putem urmări și dezvoltarea florilor unisexuate, ligulate de la extremitățile calatidiului.

După o anumită perioadă de vegetație (de aproximativ 4 luni, după al doilea an), timp în care pe flancurile apexului se formează doar primordii foliare, începe transformarea apexului vegetativ în apex reproducător, adică edificarea inflorescenței. Apexul vegetativ prezintă o zonare tipică a țesuturilor meristematice, observându-se meristemul în așteptare, inelul inițial și meristemul medular; înainte de apariția modificărilor ce marchează trecerea la meristemul reproducător se observă edificarea primordiilor bracteilor ce vor proteja inflorescența (fig. 10 A). În paralel cu formarea acestora, apexul se bombează, meristemul în așteptare proliferează intens (mai ales stratul său intern), astfel încât din tristratificat ajunge să fie format din 7-9 straturi de celule (fig. 10 B). Dintre acestea, primele două straturi sunt alcătuite din celule pătratice, strâns unite între ele, iar următoarele din celule rotunjite, cu mici meaturi (fig. 10 C). Primele straturi vor da primordiile florale (promeristem sporogen), iar următoarele stau la baza edificării țesutului ce va forma baza calatidiului (promeristem receptacular) (fig. 10 D).

Într-un stadiu mai avansat de dezvoltare se observă apariția primordiilor florale (fig. 10 E). Ele se formează începând de la periferia receptaculului spre mijloc, astfel încât primele flori se vor găsi pe marginea calatidiului, iar cele mai tinere în centrul acestuia (fig. 11 A). Primele flori care iau naștere pe marginile calatidiului de la *Chrysanthemum balsamita* f. *balsamita* au simetrie bilaterală și prezintă, la maturitate, doar organe reproducătoare femele (fig. 11 C). Petalele acestora se unesc într-o ligulă mare, de culoare albă.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Inițial primordiile florale sunt emergențe tronconice care se lobează la partea superioară, formând primordiile sepalelor și petalelor. La fața lor internă apar primordiile staminelor, care se inseră pe tubul corolei. Sepalele sunt rudimentare, prezentându-se sub forma unor emergențe situate la baza corolei. Petalele au epidermele formate din celule mai mici, cu cuticula foarte subțire. Atât pe sepale, petale, cât și pe bractei se poate urmări dezvoltarea perilor secretori scurți, cu glanda etajată.

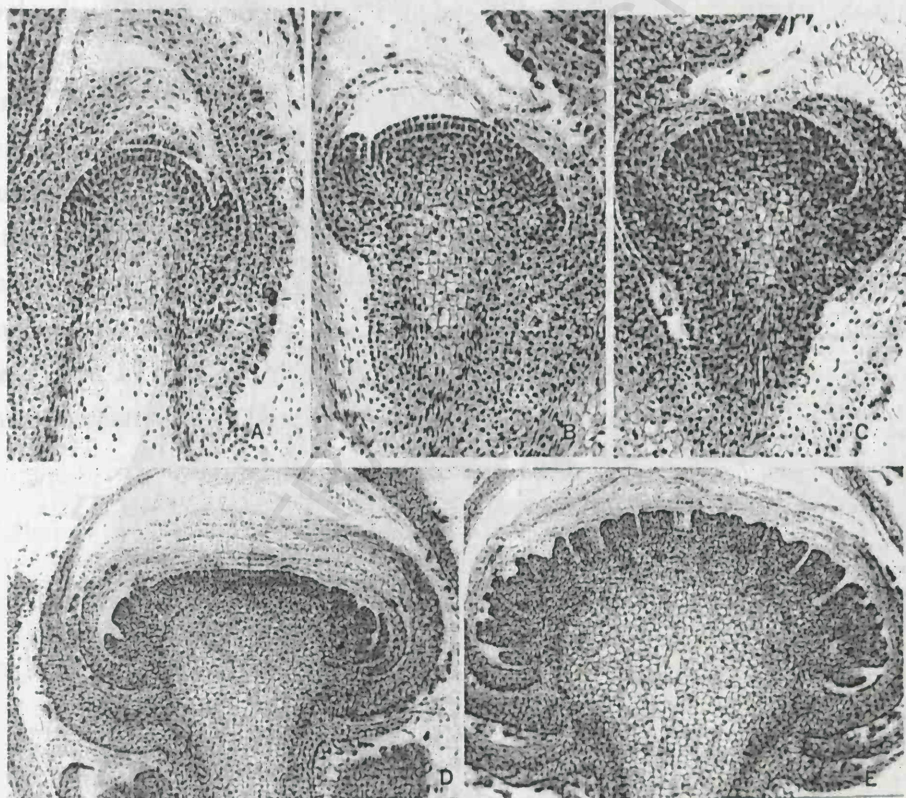


Fig. 10 – Secțiuni longitudinale prin apexul vegetativ (A), apexul reproducător (B, C) și prin calatidiul tânăr (D, E) de *Chrysanthemum balsamita* (orig.)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Florile sunt epigine, având ovar inferior. Primele organe reproducătoare care se formează sunt staminele; ele sunt în număr de 5 şi apar imediat după sepale, înainte de

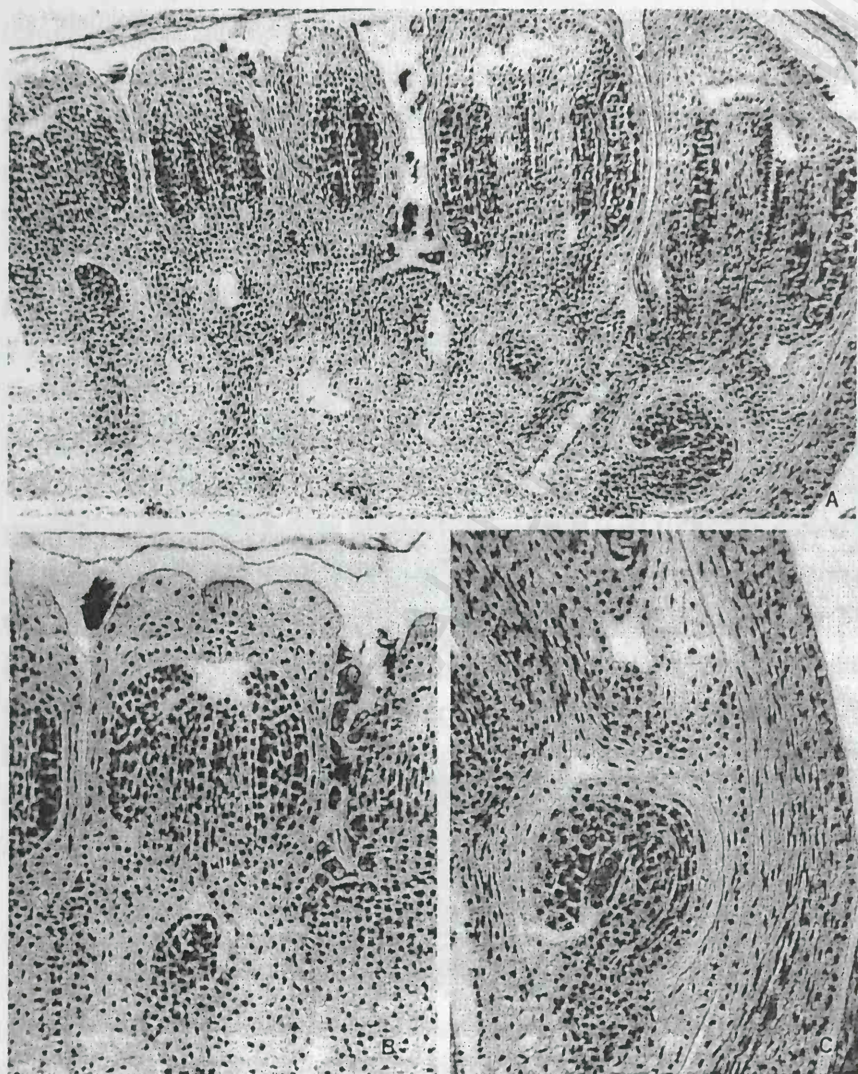


Fig. 11 – Secţiuni longitudinale prin calatidiu: A – aspect general; B – floare tânără; C – ovul anatrop (orig.)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

petale şi ovar. O stamină are un pedicel foarte scurt şi patru saci polinici. Deşi acestea apar devreme în ontogeneză, formarea granulelor de polen începe o dată cu ajungerea la maturitate a ovulului.

Gineceul, cu ovar inferior, este ultima piesă florală care se formează din ţesutul ce rămâne în stare meristematică la partea superioară a calatidiului. Stilul este gros şi scurt, continuându-se cu un stigmat lung, bifid. Înainte de deschiderea flori, ţesutul din interiorul stilului se lizează, dând naştere unui canal prin care va înainta, spre ovul, tubul polinic. Mai întâi ovarul creşte, iar în centrul său apar primordii de ovule (fig. 11 B); iniţial acestea sunt două la număr, dar foarte curând unul avortează, astfel încât ajunge la maturitate numai un singur ovul. După conturarea primordiului de ovul se schiţează cavitatea ovariană , care se măreşte în paralel cu creşterea în volum a ovulului rămas, care devine anatrop înainte de definitivarea macrosporogenezei. La maturitate ovulul prezintă un singur integument, relativ gros (format din 4-5 straturi de celule) şi o nucelă extrem de redusă (de aceea considerăm ovulul tenuinucelat); ovulul tenuinucelat, cu un singur integument, este considerat mai evoluat decât cel crasinucelat, cu două integumente (Esau, 1964). Conexiunea vasculară a ovulului cu ţesutul placentar este reprezentată de un cordon de procambiu.

II. 2. 3. Trăsături ale organogenezei florale în filogeneză

- concreşterea petalelor din petale libere (corolă dialipetală → corolă gamopetală);
- concreşterea staminelor din stamine libere (androceu dialistemon → androceu gamostemon);
- zigomorfismul din actinomorfism;
- dispoziţia ciclică din cea aciclică;
- sincarpia din apocarpie;
- fructe compuse din fructe simple;
- ovar inferior din ovar superior;
- inflorescenţă din flori solitare.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Astfel, florile actinomorfe, dialipetale, aciclice / hemiciclice, solitare, cu numeroase carpele şi stamine libere sunt mai primitive decât cele zigomorfe, gamopetale, ciclice, grupate în inflorescenţe, cu puţine stamine şi carpele.

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

III. DEZVOLTAREA ŞI STRUCTURA STAMINEI. MICROSPOROGENEZA ŞI GAMETOFITUL MASCUL

III. 1. GIMNOSPERME

Exceptând bennettitalele*, gimnospermele sunt plante cel mai adesea monoice, cu flori unisexuate, grupate în inflorescenţe (conuri sau raceme).

În cazul Bennettitalelor fiecare floare cuprinde:

1. un scurt pedicel purtând un mănunchi de *bractei* prevăzute cu peri pe margine;

2. 15-20 de *stamine* care, după deschidere, au aspectul unor mici frunze penat-divizate ce poartă circa 20 de saci polinici; staminele tinere sunt înrulate în crosă în butonul floral; diseminarea granulelor de polen mature se realizează cu ajutorul vântului;

3. o prelungire a axei pornind de la stamine, care formează un receptacul proeminent, purtând *ovule* numeroase (peste 500).

La *Cycas*, florile mascule (cu aspect de con) sunt formate din axe pe care se află dispuşi în spirală zeci ori sute de solzi staminali lăţiţi, ce poartă la faţa inferioară numeroşi saci polinici grupaţi câte 3 sau 6 (fig. 12 A); în sacii polinici se vor forma prin meioză microsporii (granulele de polen tinere, uninucleate), din care vor rezulta mai apoi granulele de polen mature, care în momentul eliberării din sacii polinici conţin 3 celule: bazală, vegetativă (cu rol în formarea tubului polinic ce se va fixa în

* grup fosil apărut în Triasic, cu apogeu în Jurasicul superior şi Cretacicul inferior şi care s-au stins în Cretacicul superior; grup intermediar între prefanerogame şi conifere (sunt zoidogame ca şi prefanerogamele; au seminţe *adevărate* ca şi coniferele şi, în plus, aparatul lor reproducător "mimează" florile de la angiosperme)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

nucela ovulului, având rol de "haustor") şi generativă (care va forma doi gameţi masculi mobili).

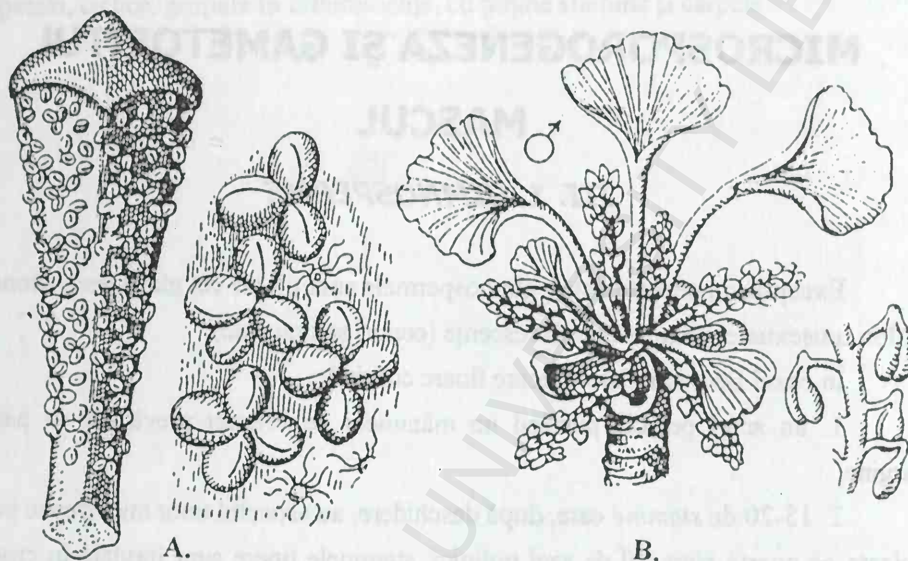


Fig. 12 – A – Stamină (microsporofil) de *Cycas circinalis* purtând numeroşi saci polinici (în detaliu, un grup de saci polinici); B – ramură de *Ginkgo biloba* purtând flori mascule (în detaliu, axa unei flori mascule cu patru stamine) (d. Grinţescu, 1985)

La *Ginkgo biloba* (arborele pagodelor), florile mascule sunt formate din numeroase "stamine", alcătuite dintr-un filament foarte redus şi prezintă terminal câte doi saci polinici (fig. 12 B); aici, granulele de polen tinere, uninucleate, ce iau naştere în urma meiozei, devin granule de polen mature cu 4 celule: bazală şi picior (celule protaliene), vegetativă (având acelaşi rol ca şi la *Cycas*) şi generativă (care va forma, de asemenea, doi gameţi masculi mobili).

La ***gimnospermele cu conuri***, unisexuat monoice (de exemplu, *Pinus*), florile sunt lipsite de învelişuri florale şi grupate în conuri mascule (ce apar la baza lăstarilor de un an) şi conuri femele (ce apar la extremitatea lăstarilor anuali) (fig. 13).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



Fig. 13 – Ramură d *Pinus sylverstris* c conuri mascule şi femel (d. Strasburger, 1999)

Conurile mascule, cu valoare de flori, prezintă o axă pe care sunt dispuse în spirală stamine cu pedicel foarte scurt şi o anteră cu doi saci polinici în care, prin meioză, se formează microspori sau granule de polen cu doi saci aeriferi latero-bazali.

III. 1. 1. Originea şi diferenţierea arhesporului

Microsporangele (sacul polinic) este de tip eusporangiat, având peretele pluristratificat. La originea microsporangelui stau dermatogenul şi câteva straturi hipodermice de celule arhesporale primare.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

La *Cycas* şi *Zamia,* în axa primordiului microsporangelui se diferenţiază câte o celulă hipodermică arhesporală primară; aceasta suferă două diviziuni anticline, iar apoi o diviziune periclină, rezultând astfel o placă externă de celule parietale primare şi o placă internă de celule arhesporale (sporogene) primare. Din placa externă, prin diviziuni succesive se formează peretele pluristratificat al microsporangelui; din placa internă, prin diviziuni succesive se formează un complex de celule sporogene (celule mame ale sporilor) (fig. 14).

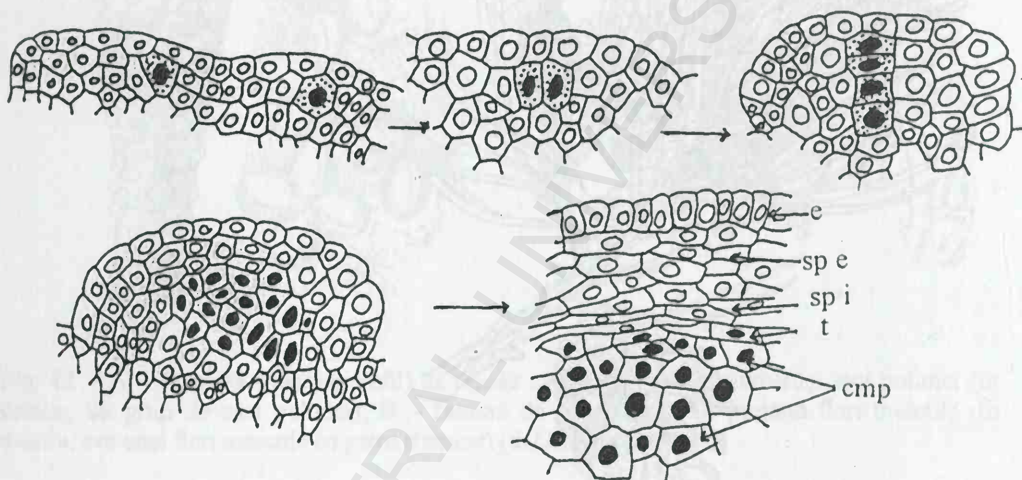


Fig. 14 – Originea şi dezvoltarea microsporangelui la *Zamia floridana*:: cmp – celule mamă ale granulelor de polen, e – epiderma, sp – straturi parietale (e – externe, i – interne), t – tapet (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

La *Ginkgoales*, straturile hipodermice alcătuiesc, ca şi la angiosperme, un endoteciu (celulele au îngroşări sub formă de benzi).

Dintre conifere, la *Taxus* în fiecare microsporange se diferenţiază o singură celulă arhesporală primară (rar două) care, în urma unei diviziuni, dă naştere la o celulă parietală primară şi o celulă sporogenă primară. Celula parietală primară generează două straturi celulare; celula sporogenă se divide şi ea, formând un grup de celule arhesporale primare (fig. 15). La *Pinus* diferenţierea ţesutului sporogen are loc pe seama unui număr variabil de celule.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

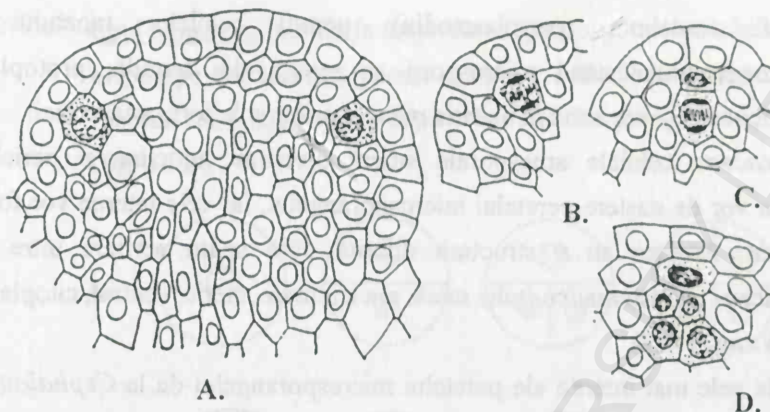


Fig. 15 - Dezvoltarea microsporangelui la *Taxus canadensis*: A – sporofil tânăr cu două celule arhesporiale primare; B – diviziunea celulei arhesporiale primare; C – diviziunea celulei sporogene primare; D –celula parietală a generat două straturi de celule, iar cea sporogenă s-a divizat (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

Așadar, una (*Cycas, Ginkgo*) sau unele (conifere) celule hipodermice devin celule arhesporale primare, care se divid în celule parietale și celule sporogene. Numărul straturilor parietale variză de la 1 (*Ephedra*) până la 7 (*Ginkgo*). Numărul celulelor mamă ale sporilor variază de asemenea, de aceea și numărul granulelor de polen dintr-un microsporange este variabil (de la 1 500 până la 25 000).

Peretele microsporangelui (sacului polinic) prezintă într-un stadiu avansat de dezvoltare: epiderma (exoteciul); stratul sau straturile hipodermice (endoteciul); un număr variabil de straturi parietale parenchimatice; un strat (rar două) tapet (rezultat adesea din celule sporogene periferice sterile) cu structură cenocitică (fiind plurinucleate) având rol nutritiv pentru celulele mamă ale microsporilor, degenerând în cele din urmă, fără a da în general un periplasmodiu ca la angiosperme.

După aspectul pe care îl iau celulele tapetului în momentul când microsporii se separă, se disting:

- tipul secretor (secretă și acumulează amidon): se dezorganizează când granulele de polen s-au maturat;

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- tipul amoeboid (periplasmodiu): pereţii celulelor tapetului se dezorganizează când microsporii se separă din tetradă; protoplaştii fuzionează şi vor servi la nutriţia microsporilor şi la formarea exinei.

La *Taxaceae* celulele arhesporale suferă diviziuni anticline şi pericline. Celulele externe vor da naştere peretelui microsporangelui, iar cele interne vor forma ţesutul sporogen. Acestea au o structură diferită, fără spaţii aerifere între ele, prezentând caractere meristematice (talie mică, nucleu mare, sferic, central, citoplasmă densă) (Lo şi Wang, 1999).

Celulele cele mai interne ale peretelui microsporangelui de la *Cephalotaxus drupacea* suferă numeroase diviziuni anticline şi se diferenţiază în ţesut tapet (Singh, 1961).

III. 1. 2. Microsporogeneza

(formarea microsporilor sau a granulelor de polen tinere)

În complexul de celule sporogene primare din microsporange au loc mai întâi numeroase mitoze, rezultând astfel celulele mamă ale granulelor de polen.

Fiecare din aceste celule (2n) suferă meioza, rezultând câte 4 microspori (n). Acesta este procesul de microsporogeneză.

În paralel, celulele mamă ale granulelor de polen se disociază, se rotunjesc, se îmbibă cu apă şi cresc; în interiorul lor microsporii îşi vor forma exina şi sacii aeriferi (la *Pinus*).

Diviziune celulelor mamă ale granulelor de polen nu are loc întotdeauna simultan (la *Gnetum*, într-un sac polinic se pot găsi toate stadiile: de la celule mamă până la granule de polen tinere – microspori).

În ceea ce priveşte diviziunile celulelor mamă ale granulelor de polen distingem:

- <u>tipul succesiv</u> (succedan), când se formează pereţi după fiecare diviziune (2 pereţi perpendiculari); tetrasporii au dispoziţie cruciată (*Cycas*) (fig. 16 A);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- tipul simultan, întâlnit la majoritatea gimnospermelor, când microsporii au dispoziție tetraedrică, pereții acestora edificându-se numai după ce au rezultat cei 4 nuclei (deci după cele două diviziuni) (*Ginkgo, Pinus, Larix*) (fig. 16 B).

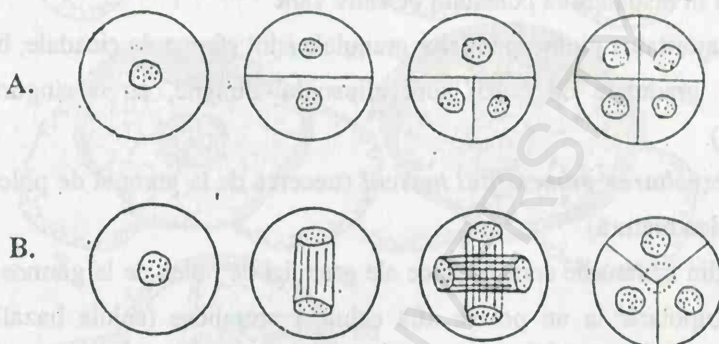


Fig. 16 – Formarea granulelor de polen : A – prin pereți succesivi; B – prin pereți simultani (d. Rădulescu-Mitroiu, 1976)

Acești pereți se pot forma *centripetal* (prin gâtuire) sau *centrifugal* (prin neoformarea peretelui despărțitor dintr-o placă celulară pornind de la centrul celulei mamă).

➤ ***Polenul***

După formarea tetradei de microspori, peretele celulei mamă se umflă, se gelifică și apoi se resoarbe, încât microsporii devin liberi în cavitatea microsporangelui, plutind într-un lichid bogat în substanțe nutritive, rezultate din citoliza celulelor mamă ale microsporilor. Microsporii cresc în volum, luând forma și structura caracteristică pentru fiecare specie.

Granulele de polen (inițial uninucleate) sunt adesea supuse o perioadă relativ îndelungată la condiții extreme în timpul transportului și polenizării. Protecția lor este esențială și asigurată de *sporoderma* formată din *exină* (care are 3 straturi: ectoexina, mezoexina și endoexina) și *intină* (care înconjoară protoplastul, este mult mai subțire,

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

permeabilă, are multă pectină la periferie, ceea ce-i permite detaşarea de exină; la germinarea polenului, intina va da tubul polinic).

Tipurile de polen sunt variabile, dar caracteristic este faptul că la conifere, în general, exina se îndepărtează de o parte şi de alta de intină, rezultând astfel doi saci aeriferi, cu rol în răspândirea polenului de către vânt

La majoritatea gimnospermelor granulele sunt sferice; la cicadale, bennettitale şi cordaitale, granulele de polen sunt elipsoidal-alungite, cu o singură apertură (monosulcate).

➤ *Dezvoltarea gametofitul mascul* (trecerea de la granula de polen tânără la granula de polen matură)

Una din trăsăturile caracteristice ale granulei de polen de la gimnosperme este structura sa bipolară: la un pol se află celulele protaliene (celula bazală şi celula picior), la celălalt pol se află celula vegetativă ce va forma tubul polinic.

La *Pinus*, dezvoltarea gametofitului mascul comportă 5 diviziuni şi are loc în două etape:

- prima durează de la microspor până la formarea granulei de polen, care se găseşte încă în microsporange (sacul polinic);
- a doua cuprinde dezvoltarea ulterioară a granulei de polen, după părăsirea microsporangelui (chiar după polenizare, în ovul).

La *Pinus*, microsporul este uninucleat, cu doi saci aeriferi. După *o primă diviziune* rezultă o celulă mică, bazală, care va degenera şi o celulă mare, apicală. *A doua diviziune* priveşte celula apicală, din care vor rezulta o celulă picior (lângă celula bazală) şi o celulă obişnuită. *A treia diviziune* priveşte celula obişnuită, din care se vor forma o celulă generativă (gametogenă sau spermatogenă) şi o celulă vegetativă (fig. 17).

Aşadar, granula de polen matură care părăseşte microsporangele are 4 celule, dar primele două formate (celula bazală şi celula picior) sunt împinse spre perete şi vor degenera rapid.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

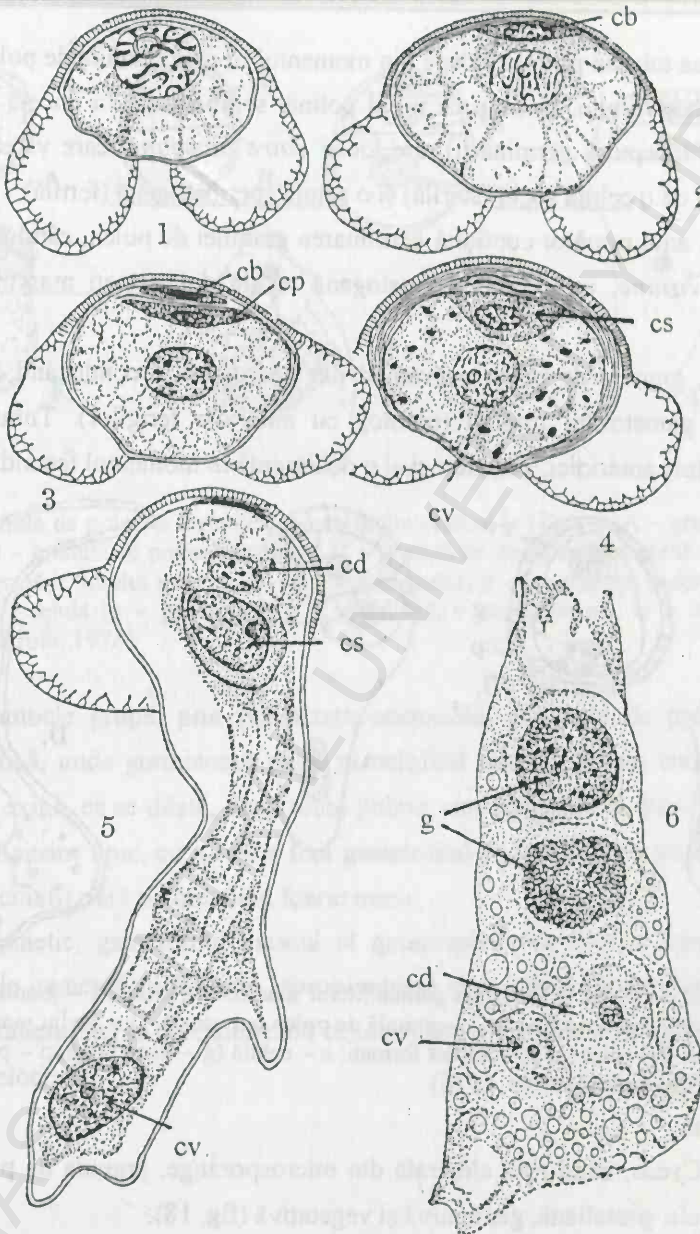


Fig. 17 – Granulă de polen matură (1) și diferite stadii în dezvoltarea gametofitului mascul la *Pinus nigra* (2-6): c – celulă (b – bazală, d – dislocator, p – picior, s – spermatogenă, v – vegetativă,) g – gameți (d. Strasburger, 1958)

Creşterea tubului polinic începe din momentul în care granula de polen matură ajunge pe nucela ovulului. În timp ce tubul polinic se alungeşte în nucelă (în jur de două luni după începutul germinării), are loc *a patra diviziune*, care vizează celula generativă ce va da o celulă soclu (sterilă) şi o celulă spermatogenă (fertilă).

Abia în anul următor continuă germinarea granulei de polen, când are loc cea de-a *cincea diviziune*, iar celula spermatogenă va da doi gameţi masculi, imobili (spermatii).

Aşadar, granula de polen provenind din microspor şi conducând la apariţia gameţilor este gametofitul mascul (omolog cu anteridia ferigilor). Tubul polinic, omolog cu peretele anteridiei, va suferi şi el o dehiscenţă în momentul fecundaţiei.

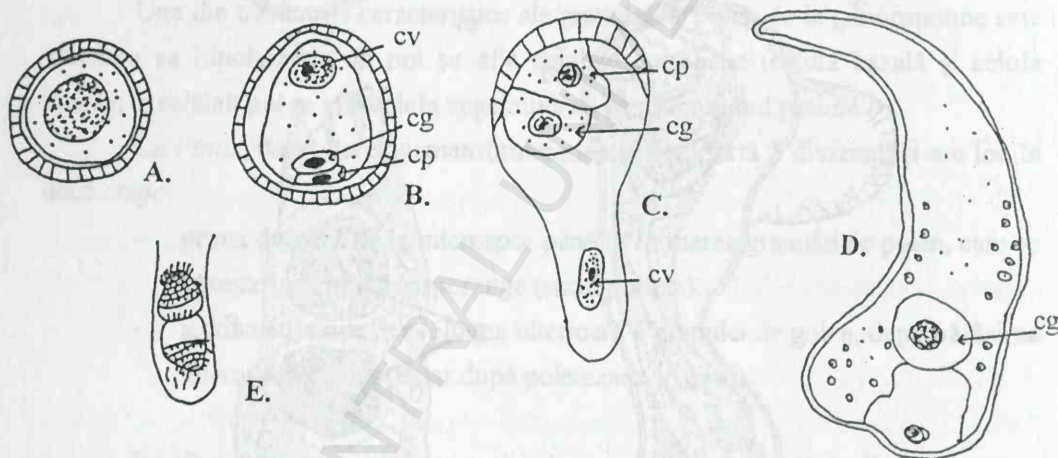


Fig. 18 – Granula de polen şi formarea gametofitului mascul la *Cycas*: A – granulă de polen tânără, B – granulă de polen matură, C – granulă de polen germinată, D – stadiu mai avansat de germinare, E – cei doi anterozoizi complet formaţi: c – celulă (g – generativă, p – protaliană, v – vegetativă) (d. Rădulescu-Mitroiu, 1976)

Variaţii:

- la *Cycas*, când este eliberată din microsporange, granula de polen are 3 celule: protaliană, generativă şi vegetativă (fig. 18);
- la *Ginkgo*, granula de polen eliberată din microsporange are 4 celule: două protaliene, una generativă şi una vegetativă (fig. 19).

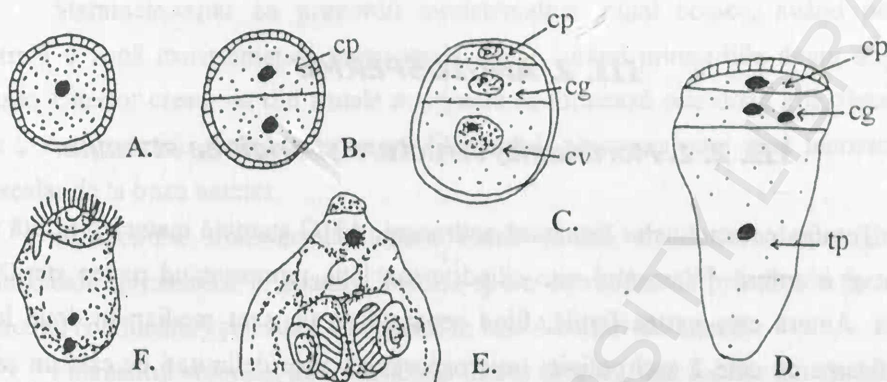


Fig. 19 – Granula de polen şi formarea gametofitului mascul la *Ginkgo*: A – granulă de polen uninucleată, B – granulă de polen binucleată, C – granulă de polen în momentul diseminării, D – începerea formării tubului polinic, E – anterozoid matur, F – anterozoizi înainte de a fi puşi în libertate c – celulă (g – generativă, p – protaliană, v – vegetativă), tp – tub polinic (d. Rădulescu –Mitroiu, 1976)

La ambele grupe, prin polenizare anemofilă, granulele de polen ajung în camera polinică, unde germinează dând gametofitul mascul. Acolo unde intina este acoperită de exină, ea se dilată, dând tubul polinic care pătrunde în nucelă, formându-se astfel un haustor tipic, cu rol de a fixa gametofitul şi de a asigura nutriţia. Gameţii sunt mobili (ciliaţi), fără perete, fiind foarte mari.

Filogenetic, gametofitul mascul al gimnospermelor este o formaţiune mult redusă faţă de gametofitul ferigilor, apropiindu-se mai mult de cel al heterosporeelor (celulele protaliene sterile corespunzând celulelor protaliene din granulele de polen ale gimnospermelor).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

III. 2. ANGIOSPERME

III. 2. 1. Morfologia, structura și originea staminei

Totalitatea staminelor formează androceul (A). O stamină matură prezintă un filament și o anteră. Filamentul este cilindric sau lățit, reprezentând partea sterilă a staminei. Antera este partea fertilă, fiind separată de un șanț median în două loje (tece), fiecare cu câte 2 saci polinici (microsporangi), ușor delimitați de câte un șanț lateral, în care se formează granule de polen (microspori). Prelungirea filamentului în anteră se numește conectiv (ce cuprinde un fascicul conducător și țesutul parenchimatic din jurul acestuia).

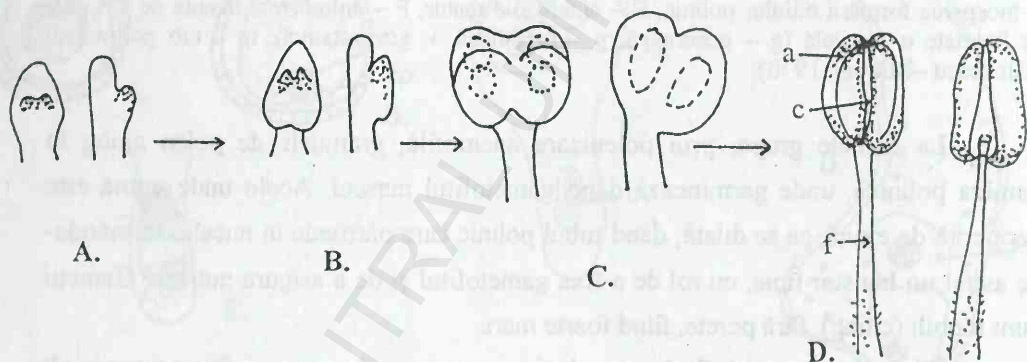


Fig. 20 – Dezvoltarea ontogenetică a staminei tipice de la angiosperme: A – stadiu de primordiu, B, C – stadii intermediare, D – stamina matură : a – anteră, c – conectiv, f – filament (d. Strasburger, 1999)

Variații:

- 2 loje cu câte un sac polinic (malvacee, orchidacee, asclepiadacee);
- 4 loje, deci 8 saci polinici (*Cinnamomum*);
- până la 50 de saci polinici (*Viscum*);
- inițial 2 saci polinici (*Elodea, Wolffia*), ce vor fuziona într-un sac polinic inelar, în jurul unei columele de celule sterile.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Staminele apar ca primordii meristematice inițial conice, având pe fața ventrală o zonă meristematică transversală, încât curând primordiile devin scutelar-peltate. Ulterior cresc, iar din zonele marginale se formează cele două loje, fiecare cu câte 2 saci polinici. Apoi se formează filamentul, pe seama unui strat meristematic intercalar de la baza anterei.

În secțiune transversală, antera foarte tânără are formă dreptunghiular-trapezoidală (prismatică în spațiu). Imediat apare un cordon de procambiu (ce va da fasciculul conducător) și țesutul arhesporal în cele 4 colțuri ale anterei.

Filamentul staminal are o structură foarte simplă, fiind format din epidermă și un țesut fundamental în care se află implântat un fascicul conducător.

Staminele formate din filament și anteră cu patru saci polinici și două loje reprezintă o formațiune evoluată filogenetic. La unele Ranale se pot observa piese florale cu structură intermediară între stamine și petale; acestea prezintă trei fascicule conducătoare la baza lor. Reducerea numărului de fascicule conducătoare din filamentul staminei, în paralel cu reducerea bazei sporofilei, reprezintă o trăsătură constantă la angiosperme. Într-un studiu extins, Wilson (1942), arată că 95% dintre angiosperme au un singur fascicul conducător în filamentul staminal. Acesta se prelungește până la baza anterei, putându-se continua la nivelul conectivului. Fasciculul conducător nu este în nici un fel conectat cu țesutul sporogen, însă, dacă la nivelul parenchimului fundamental din conectiv apar îngroșări secundare ale pereților celulari, rămân unele celule cu pereți subțiri în apropierea țesutului sporogen, realizându-se astfel o legătură (prin benzi de celule cu pereții subțiri) între țesutul vascular și cel sporogen.

III. 2. 2. Dezvoltarea arhesporului mascul

În stare foarte tânără antera are o masă omogenă de celule meristematice, înconjurată de epidermă. Curând, masivul meristematic se lobează datorită schițării șanțului median și a șanțurilor laterale care delimitează sacii polinici.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

În acest stadiu, în cele 4 colțuri ale anterei, celulele hipodermice devin celule meristematice deosebite, mai mari, alungite radiar, cu citoplasmă densă și nuclei cu nucleoli mari, formând arhesporul mascul (fig. 21): o celulă la *Sansevieria*, o placă de celule la *Ophiopogon* și chiar sute ori mii de celule la *Triticum* și unele orhidacee.

Celulele arhesporale se divid periclin, mai puțin anticlin, rezultând două celule suprapuse: *o celulă parietală primară* și *o celulă sporogenă primară*. Aceste celule continuă să se dividă periclin și anticlin, încât din celulele parietale primare rezultă o serie de straturi ± concentrice: *stratul mecanic, straturile tranzitorii* și *stratul tapet (nutritiv)* care împreună cu epiderma formează *peretele anterei*.

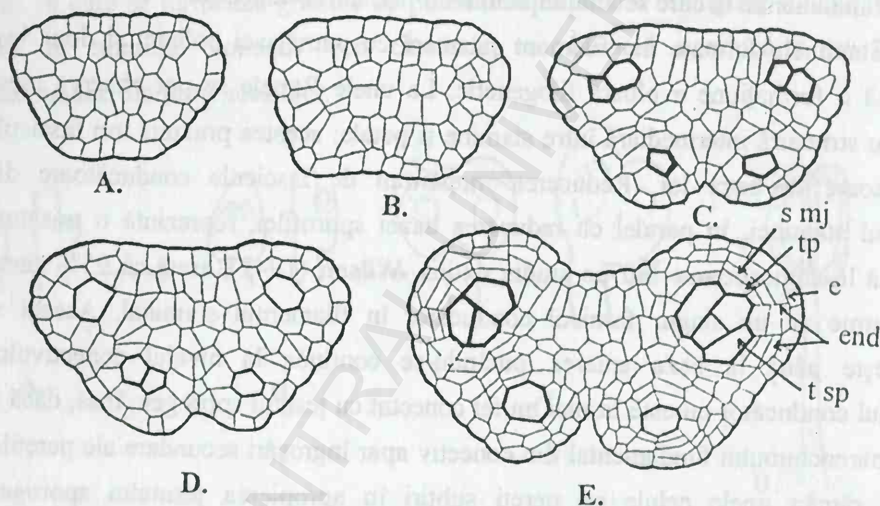


Fig. 21 – Diferențierea peretelui anterei și a țesutului sporogen la *Chrysamthemum leucanthemum*: e – epidermă, end – endoteciu, s mj – strat mijlociu, tp – tapet, t sp – țesut sporogen (d. Maheshwari, 1950)

Celulele sporogene primare se divid repetat, dând naștere unui țesut sporogen (cu celule mamă ale granulelor de polen). Mai rar, celulele sporogene primare devin direct celule mamă ale granulelor de polen (*Datura*).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

<u>Peretele anterei</u> este format din (fig. 22):

- epidermă (exoteciu), ce ia naştere în urma unor diviziuni anticline, având celule cu peretele extern îngroşat, cutinizat şi uneori cerificat;
- stratul mecanic, fibros (endoteciu), cu celule alungite radiar, având pereţii intern şi laterali cu îngroşări lignificate paralele sau încrucişate, care contribuie la dehiscenţa anterei (peretele extern rămâne subţire);
- stratul (straturile) tranzitoriu (tranzitorii) sau intermediar;
- stratul tapet.

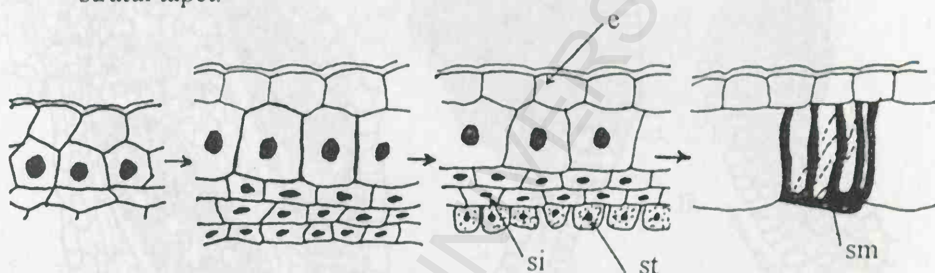


Fig. 22 – Dezvoltarea peretelui anterei la *Lilium candidum*: e – epidermă, s – strat (i – intermediar, m – mecanic, t – tapet) (orig.)

Variaţii:

- se cunosc şi cazuri când îngroşările stratului mecanic lipsesc (*Hydrocharitaceae, Musaceae*) şi atunci epiderma este complet cutinizată şi lignificată; acelaşi fenomen se întâlneşte la specii de *Ericaceae* şi la unele specii cu flori cleistogame, la care nu există un mod particular de dehiscenţă a anterei. În acest caz anterele se deschid prin pori situaţi la partea lor terminală şi rezultaţi din dezintegrarea unor celule din peretele anterei (fig. 23);
- la *Oryza*, celulele parietale se dezorganizează în cursul dezvoltării ontogenetice, iar epiderma este alipită de stratul tapet (**Juliano** şi **Aldama**, 1937);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- straturile intermediare (tranzitorii) pot fi persistente mult timp (*Lilium*), sau pot căpăta îngroşări asemănătoare cu cele ale celulelor din endoteciu (*Gloriosa*) (Eunus 1949);
- alteori, endoteciul este pluristratificat (*Agave, Iris, Hyosciamus, Cucurbita*).

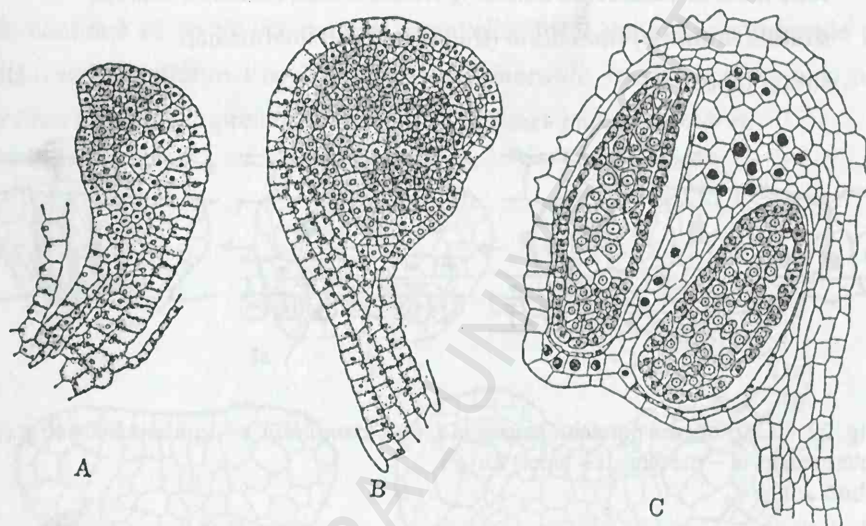


Fig. 23 – Dezvoltarea anterei la *Erica hirtiflora*: A, B – stamină tânără (se observă inversarea poziţiei anterei); C – stamină cu anteră complet inversată (ţesutul sporogen este format din celule mamă ale granulelor de polen) (d. Maheshwari, 1950)

Dehiscenţa anterei, în diverse moduri, dar fără ajutorul îngroşărilor mecanice este considerată un caracter secundar, evoluat. Uneori, stratul tapet poate lipsi (*Vallisneria, Wolffia, Gentiana*).

Tapetul (stratul intern, nutritiv) are celule bogate în ARN şi proteine, cu citoplasmă densă şi prezintă o importanţă fiziologică deosebită prin faptul că furnizează substanţe nutritive ţesutului sporogen (fig. 24). Datorită similarităţilor între celulele tapetului şi cele ale ţesutului sporogen în ceea ce priveşte originea şi dezvoltarea, unii autori au presupus că tapetul ar proveni din celulele ţesutului

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

sporogen. Totuşi, studii precise ale procesului de dezvoltare a anterei au confirmat originea parietală a tapetului.

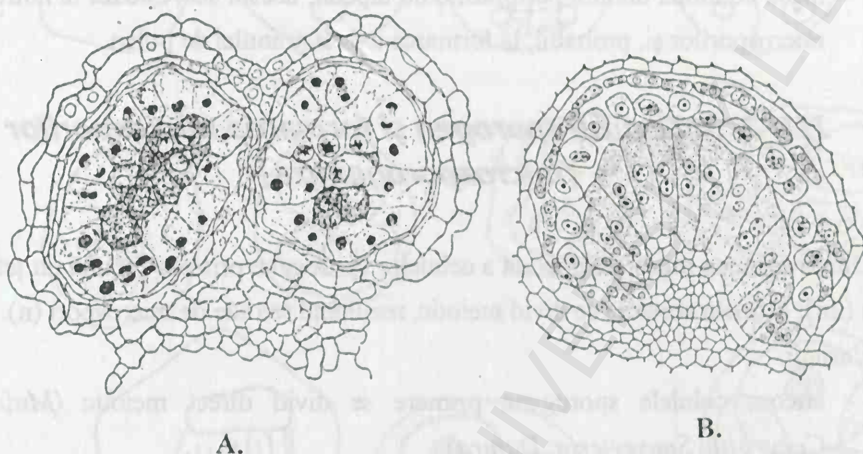


Fig. 24 – Antere cu ţesut sporogen şi celule ale stratului tapet: A – *Bougainvillea* – zonă din anteră cu celule ale stratului tapet în diviziune; B – *Salvia mellifera* – porţiune din anteră în care celulele stratului tapet din zona conectivului sunt mult mai dezvoltate decât în rest (d. Maheshwari, 1950)

Celulele tapetului prezintă citoplasmă densă şi nuclei mari; aceştia din urmă se comportă diferit la diferite specii de plante: în unele cazuri pot să nu se mai dividă după diferenţierea completă a ţesutului; alteori aceştia se divid, însă nu mai are loc citocineza, rezultând celule bi- sau trinucleate (*Lactuca, Taraxacum*); uneori cariocineza nu este completă, rezultând celule poliploide.

După aspectul pe care îl iau celulele tapetului în momentul când microsporii se separă, se disting:

- tipul secretor, comun angiospermelor: are celule ce secretă şi acumulează substanţe (amidon), prezintă un condriom bine dezvoltat (produce enzime care permit reacţii de sinteză la nivelul tapetului); tapetul se dezorganizează când granulele de polen ajung la maturitate;

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- tipul amoeboid (periplasmodiu): pereţii tapetului se dezorganizează când microsporii se separă din fiecare tetradă; protoplaştii fuzionează într-o masă continuă numită periplasmodiu tapetal; acesta serveşte tot la nutriţia microsporilor şi, probabil, la formarea exinei granulei de polen.

III. 2. 3. Ţesutul sporogen şi formarea microsporilor (microsporogeneza)

Din diviziunea mitotică repetată a celulelor sporogene primare rezultă un ţesut sporogen (2n); celulele acestuia se divid meiotic, rezultând tetrade de microspori (n).

Variaţii:

- uneori, celulele sporogene primare se divid direct meiotic (*Malva, Cucurbita, Sansevieria, Datura*);
- în unele situaţii, nu toate celulele ţesutului sporogen se divid meiotic; unele de dezorganizează şi sunt absorbite de celelalte, servindu-le acestora ca hrană (*Gentianaceae*), deoarece tapetul lipseşte.

Diviziunea meiotică conduce la formarea microsporilor. La formarea tetradei, pereţii dintre nuclei se formează în momente diferite:

- succesiv: fiecare diviziune este însoţită de citocineză; placa celulară (viitoarea lamelă mediană) ia naştere în fragmoplast, dezvoltându-se centrifugal; tetasporii vor avea dispoziţie cruciată (la majoritatea monocotiledonatelor şi la dicotiledonate primitive: *Zea, Magnolia, Aristolochia*) (fig. 25 A);
- simultan: pereţii perpendiculari apar după ce au rezultat cei 4 nuclei şi se dezvoltă centripetal; tetrasporii vor avea dispoziţie tetraedrică (la majoritatea dicotiledonatelor şi la unele monocotiledonate: *Liliaceae, Orchidaceae, Iridaceae*) (fig. 25 B).
- intermediar: după prima diviziune nu apar pereţi între nuclei, ci doar citoplasma se gâtuie, schiţându-se două celule fiice (*Annona*) (fig. 25 C).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

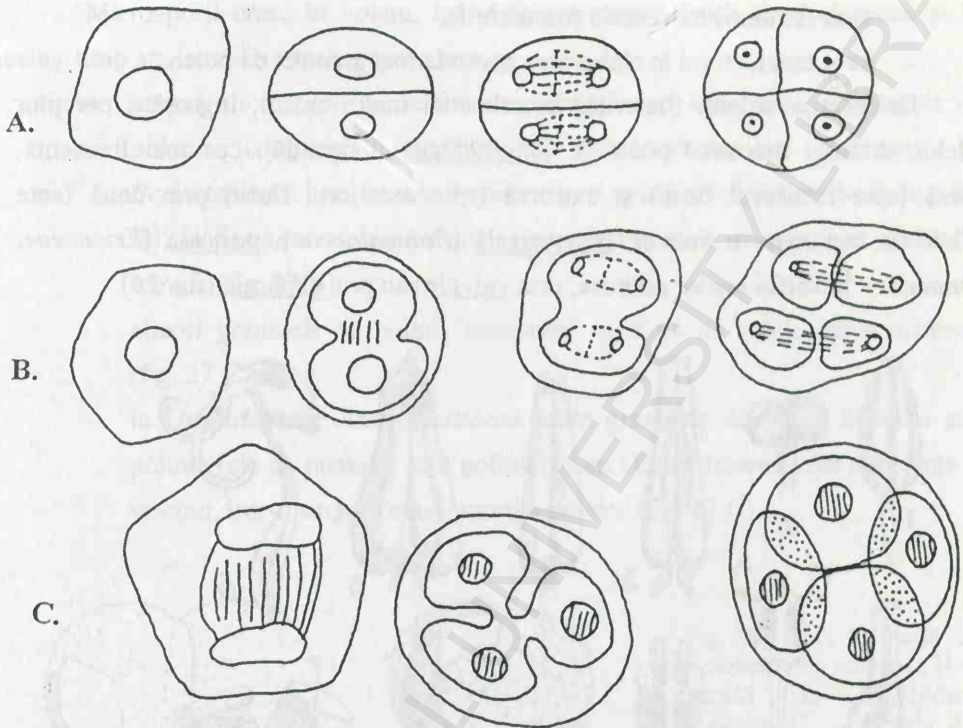


Fig. 25 – Tipuri de formare a microsporilor: A – tip succesiv – *Zea mays*, B – tip simultan – *Carduus acanthoides*, C – tip intermediar – *Annona* (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

Meioza dintr-o anteră sau dintr-o floare poate avea loc sincron sau asincron (mai ales la inflorescenţe), în ultimul caz celulele aflându-se în diferite stadii de diviziune.

Dispoziţia microsporilor în tetradă poate fi tetraedrică sau izobilaterală, mai rar decusată (*Magnolia, Cornus, Atriplex*), liniară (*Asclepiadaceae*), sau în forma literei T (*Aristolochia*). Uneori, la indivizii aceleiaşi specii se pot întâlni două-trei tipuri de aşezare a microsporilor în tetradă (*Agave, Musa, Orchidaceae*).

Aşadar, în momentul dehiscenţei, antera prezintă:

- epidermă (exoteciu);
- strat mecanic (endoteciu);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- strat (straturi) tranzitoriu (tranzitorii);
- strat tapet, cu rol în elaborarea sporodermei granulei de polen.

Dehiscența anterei (datorită, în cele mai multe cazuri, îngroșării pereților celulelor stratului mecanic) poate fi: longitudinală (longicidă), cea mai frecventă: introrsă (spre interiorul florii) și extrorsă (spre exteriorul florii) prin două fante paralele cu axa mare a anterei; transversală (*Polygalaceae*); poricidă (*Ericaceae, Solanaceae*): la vârful lojelor polinice; prin valvule sau prin căpăcele (fig. 26).

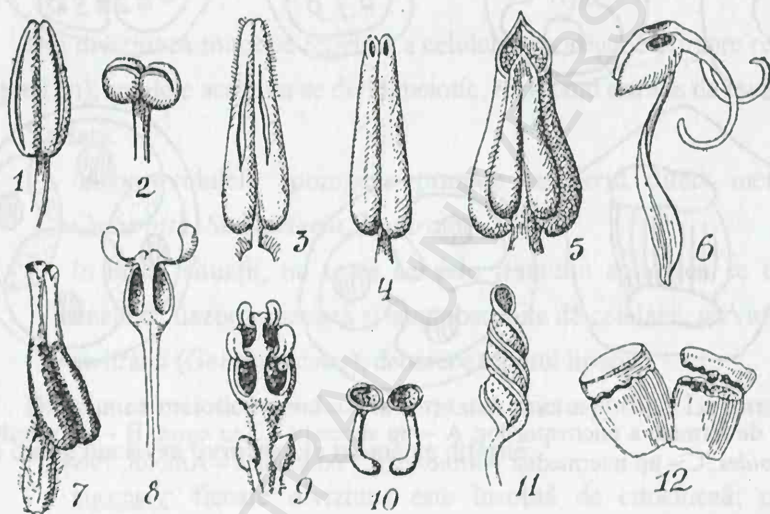


Fig. 26 – Diferite tipuri de dehiscență a anterei: 1 , 3 – dehiscență longitudinală, 2 – dehiscență transversală (*Mercurialis*), 4, 5, 6, 7 – dehiscență poricidă (*Solanum, Cyclamen, Arctostaphylos, Vaccinium*), 8, 9 – dehiscență prin valvule (*Berberis, Cinnamomum*), 10, 12 – dehiscență prin căoăcele (*Pinguicula, Garcinia*), 11 – anteră răsucită (*Centaurium umbelatum*) (d. Grințescu, 1985)

➤ *Polenul*

Obișnuit, după formarea tetradei de micospori, peretele celulei mamă a granulelor de polen se umflă treptat, se gelifică și apoi se resoarbe, astfel încât microsporii devin liberi în microsporange, plutind într-un lichid bogat în substanțe nutritive, rezultat din citoliza celulelor mamă și din celulele stratului tapet.

Microsporii cresc în volum, luând forma caracteristică fiecărei specii şi în acelaşi timp are loc diferenţierea sporodermei.

- uneori microsporii nu se disociază, rămânând sub formă de granule de polen "compuse" (caracter de superioritate în evoluţie): la *Podostemonaceae*, tetrada de microspori se împarte în două diade (fig. 27 A); la *Typhaceae, Juncaceae, Droseraceae* ş. a. microsporii rămân în tetrade (fig. 27 B);
- alteori granulele de polen "compuse" au 8-64 de celule (*Mimosaceae*) (fig. 27 C);
- la *Orchidaceae, Asclepiadaceae* toate granulele de polen dintr-un sac polinic (ele au numai 2 saci polinici) sunt alipite datorită unei substanţe – *viscina*, într-o singură masă, numită *polinie* (fig. 27 D).

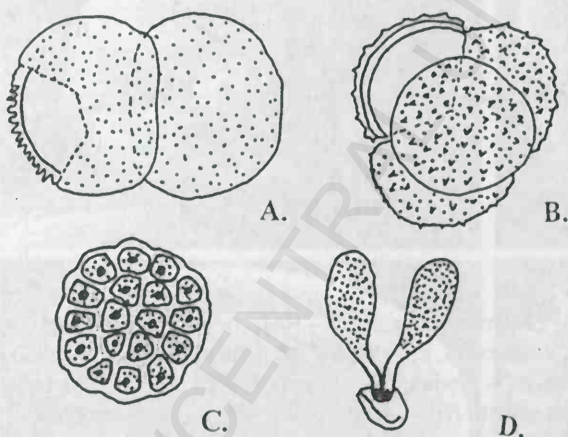


Fig. 27 – A – Diadă la *Scheuchzeria palustris*, B – tetradă la *Nepenthes maxima*, C – pachete d- granule de polen la *Parkia* D – polinii la *Ochys* (A, B – d. Rădulescu -Mitroiu, C – d. Maheschwari, 1950, D – Demares, 1998)

Sporoderma este dublă, fiind alcătuită din exină şi intină (fig. 28).

Exina este alcătuită din sporopolenină (terpene ce provin din polimerizarea oxidativă a carotenoizilor şi a esterilor carotenoidici), extrem de rezistentă, imputrescibilă. Cuprinde: *sexina*, cu ornamentaţii şi structură foarte variată, caracteristică fiecărei specii şi *nexina*, mai densă şi mai omogenă.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

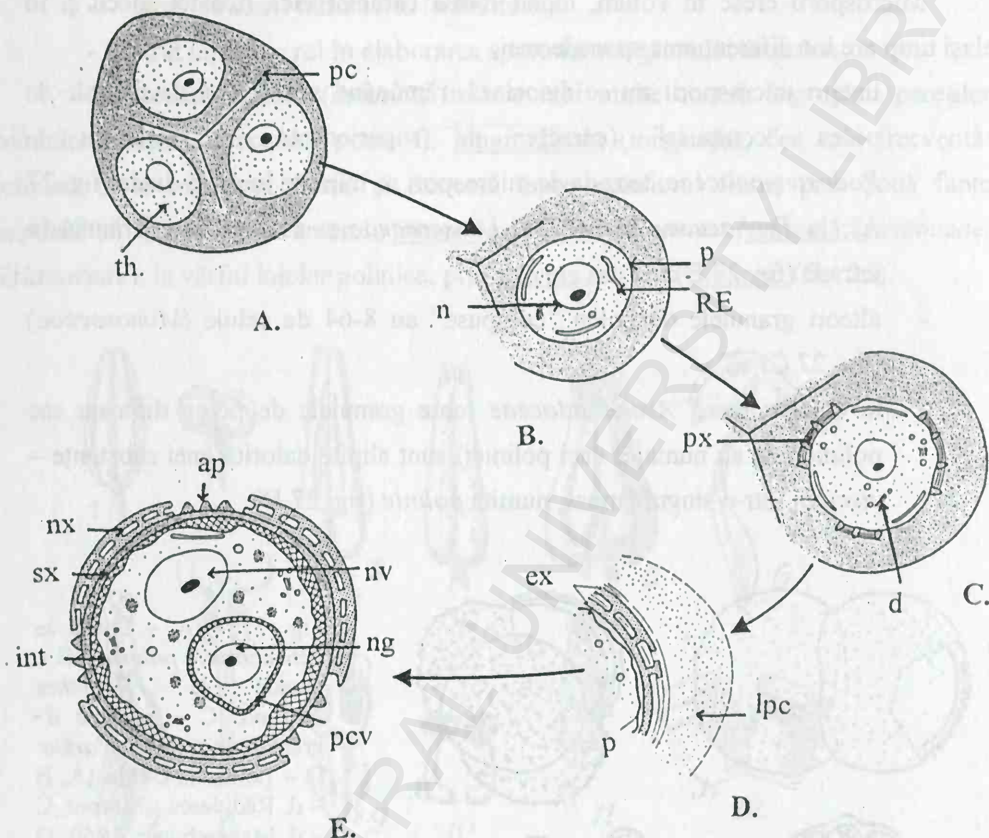


Fig. 28 – Diferențierea sporodermei: A, B – microspor; C, D – stadii intermediare; E – granulă de polen: ap – apertură, d – dictiozom, ex – exină, int – intină, lpc – lizarea peretelui celulozic, n – nucleu (g – generativ, v – vegetativ), nx – nexină, p – plasmalemă, pc – perete celular, pcv – peretele celulei generative, px – protoexină, RE – reticul endoplasmic, sx – sexină, t h – tetraspor haploid (d. Roland și Roland, 1987)

În exină sunt preformate aperturi prin care intina iese afară, inițial sub formă de papile, ce vor forma apoi tuburile polinice.

Forma, mărimea, culoarea, ornamentația, structura sporodermei, numărul, poziția și caracterul aperturilor variază foarte mult la diferite plante (fig. 29); toate

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

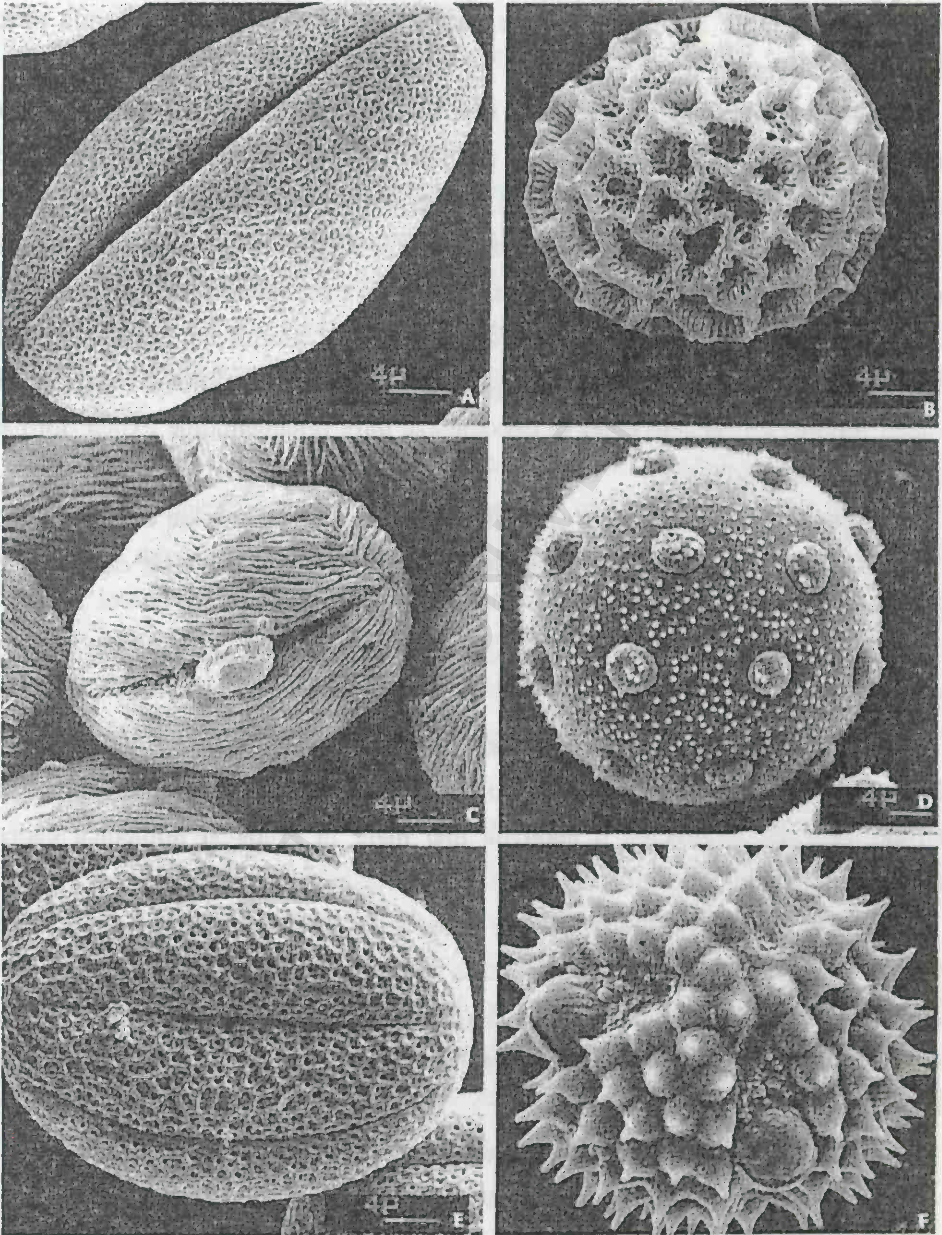


Fig. 29 – Granule de polen: A – *Stachys recta*, B – *Phlox*, C – *Centhaurium erytheaea*, D – *Silene nutans*,E – *Thymus pulegioides*,, F - *Aster linosyris* (d. Strasburger, 1999)

aceste caractere sunt folosite în diagnozele speciilor, fiind deosebit de utile pentru taxonomie şi filogenie.

Intina înconjoară protoplastul, este subţire, uneori cu îngroşări în dreptul porilor, permeabilă şi puţin rezistentă din punct de vedere chimic. Sinteza intinei începe după eliberarea microsporilor din tetradă, în jurul unor zone citoplasmatice ce conţin filamente de reticul endoplasmic; acestea vor fi porii viitoarei granule de polen. La alcătuirea intinei participă 2-3 straturi, din care cel mai extern conţine pectină, ceea ce permite o uşoară detaşare a exinei de ea; celelalte straturi au fibrile celulozice. Intina va forma tubul polinic în timpul germinării polenului. În sfârşit, compuşi lipo-proteici produşi de celulele tapet se depozitează între ornamentaţiile exinei, formând aşa-numita manta polinică.

Aşadar, exina are origine sporofitică (sporopolenina provine din stratul tapet al anterei), în timp ce intina are origine gametofitică (polizaharidele ei provin din citoplasma granulei de polen).

La plantele anemofile, granulele de polen sunt mici, uşoare, cu exina foarte fin ornamentată, aproape netedă.

La plantele entomofile, granulele de polen sunt mai mari, mai grele, au diferite ornamentaţii la exterior, sunt lipicioase datorită unor substanţe uleioase sau cleioase, ceea ce le permite o aderenţă mai mare în grupe şi împiedică căderea imediată a polenului din antera deschisă, uşurând ataşarea lui de polenizatori.

Ca formă generală, granulele de polen sunt elipsoidal-alungite, cu o singură apertură la unele angiosperme primitive (*Magnoliaceae, Myristicaceae*) şi la majoritatea monocotiledonatelor (<u>tip monocotil</u>); la cele mai multe angiosperme dicotiledonate întâlnim <u>tipul dicotil</u>, mai evoluat, sferic, cu aperturi variate ca formă şi număr (uneori, fără aperturi).

Aşadar, granulele de polen eliberate din anteră se află în două stadii diferite:

- granule bicelulare (binucleate), la circa 70 % dintre specii, care conţin celula vegetativă (ce va da tubul polinic) şi celula spermatogenă (din care vor proveni cei doi gameţi masculi imobili);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- granule tricelulare (trinucleate), la circa 30 % dintre specii, care conţin celula vegetativă şi cei doi gameţi masculi imobili, deoarece celula spermatogenă se divide înainte de dehiscenţa anterei.

➤ *Dezvoltarea gametofitul mascul*

Formarea sa este însoţită de: transformarea peretelui (microsporii tineri nu au sporopolenină; în timpul formării granulei de polen, substanţele precursoare trec din stratul tapet pe sporodermă şi polimerizează); deshidratarea citoplasmei (conduce la viaţă latentă (o zi la *Poaceae* şi circa 100 de zile la *Rosaceae* şi determină longevitatea polenului); acumularea auxinei în celula vegetativă, care va juca rol în creşterea tubului polinic.

Granula de polen tânără are citoplasmă densă, cu nucleu mare, central. În acest stadiu uninucleat, granulele de polen rămân în sacii polinici o perioadă de latenţă mai mult sau mai puţin îndelungată (la plantele tropicale, granulele de polen încep să se dividă imediat) (fig. 30); la plantele din zona temperată, în cursul iernii sacii polinici ai anterelor din muguri au fie celule mamă ale granulelor de polen, fie granule de polen mononucleate, fie chiar gametofit bicelular.

Granula de polen uninucleată creşte rapid, se vacuolizează şi astfel nucleul migrează în apropierea sporodermei (fig. 31).

Diferenţierea gametofitului mascul începe încă în sacul polinic, unde nucleul se divide şi rezultă *o celulă generativă*, mică şi *o celulă vegetativă*, mare, fără perete. Oriunde s-ar afla celula generativă în granula de polen, poziţia sa este constantă la aceeaşi specie, uneori gen şi chiar familie (deci acest caracter are valoare în diagnoză).

Cele două celule sunt separate de un perete subţire, format predominant din caloză (Kleiman, 2001). Iniţial, celula generativă este alipită cu o latură de sporodermă, dar treptat se desprinde şi se deplasează în interiorul granulei, în plasma celulei vegetative, unde îşi modifică forma, din lenticulară devenind fusiformă,

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

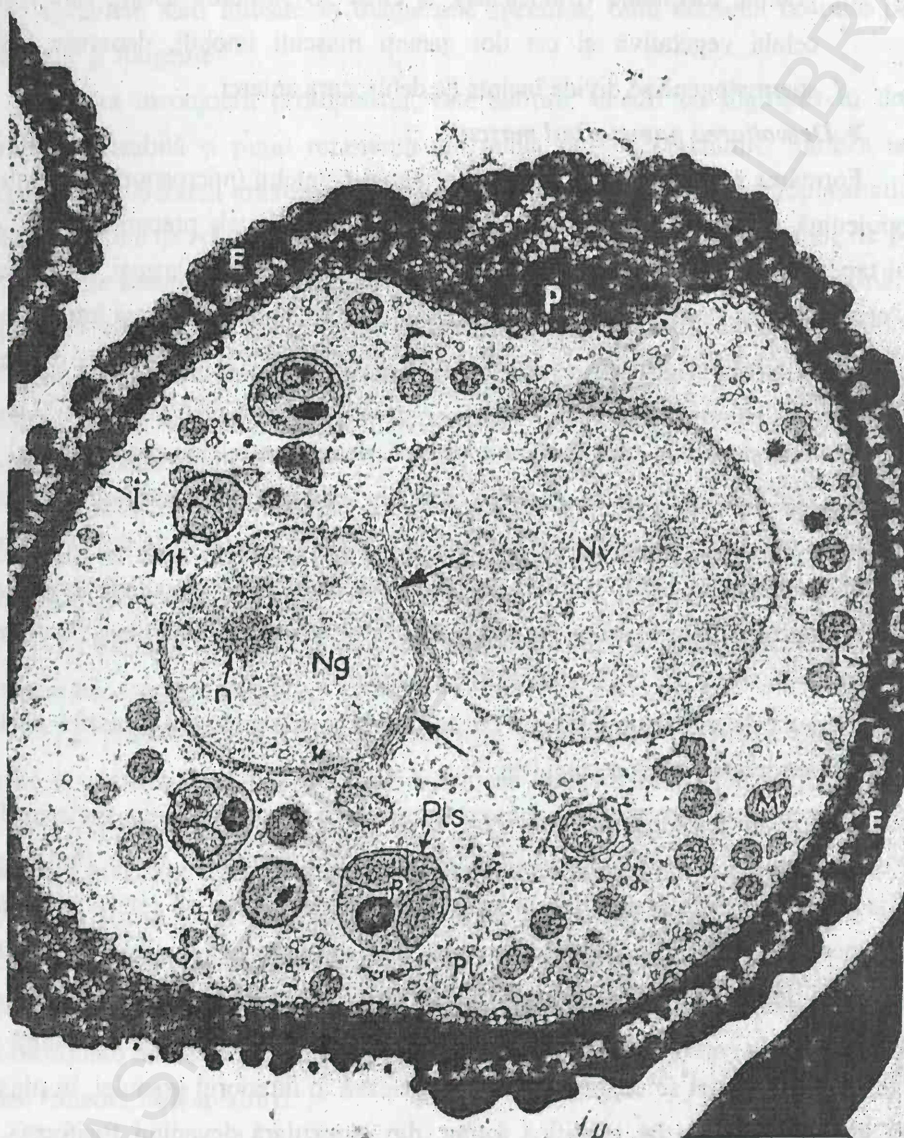


Fig. 30 – Ultrastructura microsporului de la *Saintpaulia ionatana*: E – exină, I – intină, Mt – mitocondrie, Ng – nucleu generativ, Nv – nucleu vegetativ, n – nucleol, p – por, Pl – plasmalemă, Pls – plastidă (d. Anghel şi colab, 1981)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

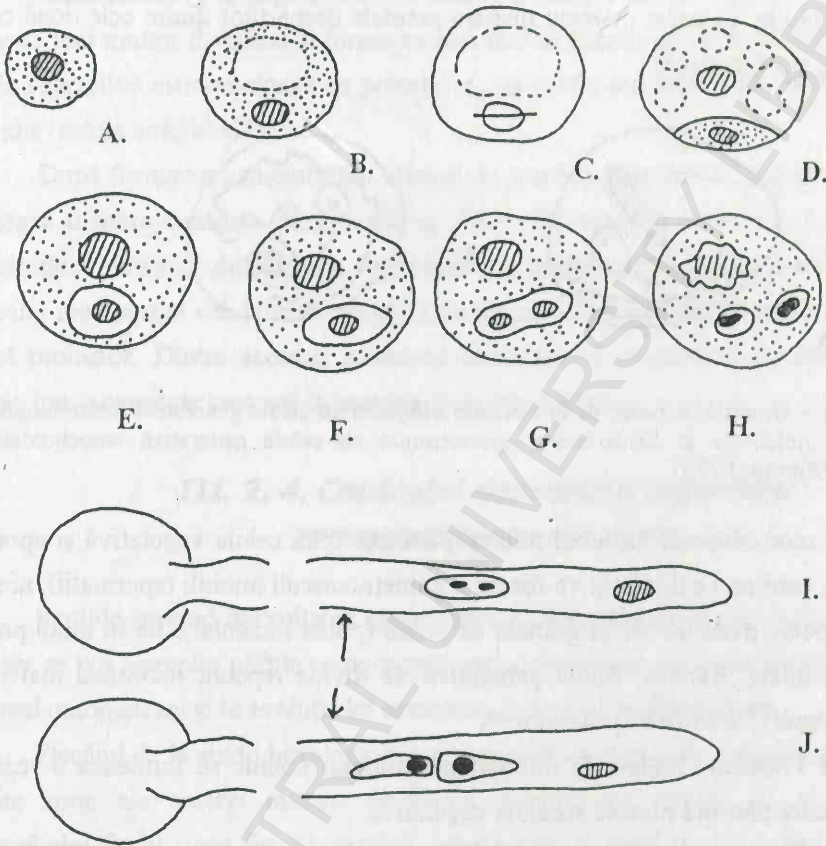


Fig. 31 – Diferite stadii în formarea gametofitului mascul la angiosperme: A – granulă de polen, B – granulă de polen cu vacuolă centrală și nucleu situat parietal, C – diviziunea nucleului, D – diviziunea completă a granulei de polen - stadiu bicelular cu celulă vegetativă (mare) și celulă generativă (mică), E – celula generativă pierde contactul cu peretele, F – celula generativă este liberă în citoplasma celulei vegetative, G, H – divizarea celulei generative în granula de polen, I, J – divizarea celulei generative în tubul polinic (d. Maheschwari, 1950)

eliptică sau falcată, uneori foarte lungă (*Allium, Cuscuta, Paeonia, Tradescantia*) (fig. 32 A). La *Erythronium*, celula generativă are formă amoeboidală (fig. 32 B): citoplasma sa este hialină, fără substanțe de rezervă. În schimb, celula vegetativă are

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

amidon şi lipide. În acest moment dispare peretele despărţitor dintre cele două celule (generativă şi vegetativă).

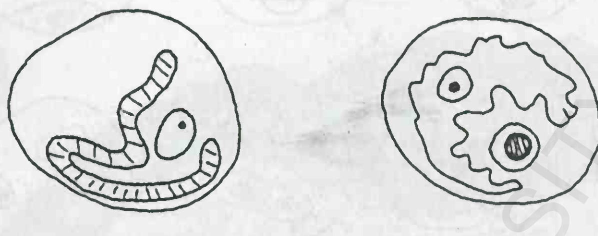


Fig. 32 – A – Granulă de polen de la *Paeonia albiflora* cu celula generativă foarte lungă, B – granulă de polen de la *Erythronium americanum* cu celula generativă amoeboidală (d. Rădulescu-Mitroiu, 1976)

În mod obişnuit, în tubul polinic pătrunde întâi celula vegetativă şi apoi cea generativă, care se va divide şi va forma 2 gameţi masculi imobili (spermatii); această diviziune poate avea loc fie în granula de polen (polen tricelular), fie în tubul polinic (polen bicelular). Rareori, celula generativă de divide repetat, rezultând mai mulţi gameţi masculi (*Chondrilla pauciflora*).

La *Vitaceae*, înainte de diferenţierea tubului polinic se formează o veziculă sferică, în care pătrund plasma şi celula vegetativă.

La *Cyperaceae*, celula arhesporală devine direct celulă mamă a granulei de polen, în care se formează 4 nuclei, din care 3 degenerează, iar unul de dezvoltă, formând nucleul granulei de polen tinere; ulterior el se divide, rezultând celula generativă şi celula vegetativă, iar în granula de polen celula generativă se divide, încât aceasta va fi tricelulară (trinucleată).

Gameţii masculi variază mult ca formă: sferici, eliptici, fusiformi, alungiţi, spiralaţi, reniformi. Ei sunt celule adevărate (nu nuclei spermatici), gimnoplaste, citoplasma persistând pe tot parcursul lor în tubul polinic.

Polenul tricelular este considerat de tip evoluat, întâlnindu-se la grupe mai evoluate de angiosperme.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Gametofitul ♂ al angiospermelor este mai redus decât cel al gimnospermelor; existenţa mai multor diviziuni şi formarea mai multor gameţi este considerată atavică. Celula vegetativă este omoloagă cu protalul ♂, iar celula generativă este omoloagă cu anteridia (celula anteridială).

După formarea gametofitului mascul, în granula de polen se acumulează şi se stochează o mare cantitate de proteine şi ARN. De asemenea, are loc o puternică deshidratare, indispensabilă pentru supravieţuirea granulei de polen în mediul aerian. Structura membranei celulare se modifică, în ea acumulându-se numeroase substanţe cu rol protector. Dintre acestea, zaharoza joacă un rol important; de aceea ea se găseşte într-o cantitate crescută în granula de polen matură.

III. 2. 4. Controlul dezvoltării organelor reproducătoare mascule

Studiile privind dezvoltarea anterei au evidenţiat faptul că teritoriile specifice din care se vor dezvolta părţile componente ale acesteia apar distincte foarte devreme în cursul ontogenezei şi în evoluţia lor urmează căi proprii de diferenţiere.

Plecând de la studii histologice se pot reconstitui legăturile ontogenetice dintre diferite zone ale anterei mature: epiderma provine din stratul L1 al ţesutului meristemului floral (vezi fig. 6), celulele arhesporale şi, implicit, toate derivatele lor (granule de polen şi celelalte straturi parietale) din stratul L2 , iar conectivul şi fasciculele conducătoare din stratul L3. Tapetul ce înconjoară sacul polinic are dublă origine: stratul L2 pentru zona externă şi stratul L3 pentru zona internă. Această origine dublă sugerează existenţa unei comunicări intercelulare ce induce o diferenţiere celulară comună. Se afirmă că o asemenea comunicare există şi la nivelul meristemului floral (**Kleiman**, 2001).

Diferenţierea ţesuturilor anterei poate fi, deci, indusă de unele semnale intercelulare difuzibile. Aceste semnale declanşează transcripţia genelor responsabile de diferenţierea celulară. Aceste gene, dintre care unele sunt izolate şi caracterizate, arată o expresie controlată a morfogenezei în timp şi spaţiu.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Controlul genetic al dezvoltării granulelor de polen este încă insuficient cunoscut. Se ştie că tapetul joacă un rol exclusiv nutritiv; microsporii izolaţi şi cultivaţi pe medii artificiale cu o compoziţie adecvată se pot diferenţia şi dau naştere la granule de polen capabile de germinaţie.

Diferenţierea granulelor de polen se face în urma acţiunii unor gene ce se exprimă specific după meioză. De aici reiese rolul important al genomului haploid din nucleul microsporului pentru dezvoltarea normală a granulei de polen. Prima diviziune mitotică asimetrică determină dezvoltarea ulterioară a gametofitului mascul. Dacă această diviziune asimetrică este perturbată, dezvoltarea ulterioară a granulei de polen este inhibată. În urma primei diviziuni mitotice iau naştere două celule cu un conţinut citoplasmatic diferit.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IV. DEZVOLTAREA ŞI STRUCTURA OVULULUI. MACROSPOROGENEZA ŞI GAMETOFITUL FEMEL

IV.1. GIMNOSPERME

Macrosporofilele (carpelele) rămân deschise, fără a forma ovar, stil şi stigmat, alcătuind flori ♀ adesea grupate în inflorescenţe (conuri).

La *Cycas,* florile femele (cu aspect de con când sunt închise şi cu aspect de rozetă când se deschid) sunt formate din carpele de culoare gălbuie, extrem de pubescente, cu aspect foliar, ce prezintă o parte superioară franjurată şi o parte inferioară purtătoare de ovule dispuse pe două şiruri (fig. 33). Ovulele pot atinge dimensiuni impresionante (după unii autori, ajung de mărimea unui ou de găină), fiind protejate la exterior de un integument (ce lasă în partea superioară un mic orificiu numit micropil), care prezintă trei pături distincte: sarcotesta, cărnoasă, sclerotesta, dură şi endotesta, subţire, parenchimatică. La interior se află *nucela* (care spre micropil se dezorganizează, formând o cameră polinică) în care, în urma meiozei, se vor forma macrospori, unul din ei fiind la originea endospermului primar; în acesta din urmă se vor forma două arhegoane, fiecare conţinând câte un gamet femel numit oosferă.

La *Ginkgo,* florile femele sunt reprezentate de pedunculi ramificaţi dichotomic, în vârful cărora se formează iniţial două ovule, din care unul va avorta, iar celălalt va ajunge la maturitate (fig. 34). Ovulul este protejat la exterior de un integument cu epidermă asimilatoare, care prezintă, ca şi la *Cycas*, sarcotestă, sclerotestă şi endotestă. În interior se află nucela, unde se va diferenţia endospermul

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

primar clorofilian, cu substanțe de rezervă (aleuronă şi lipide) şi în care se vor forma, spre micropil, două arhegoane cu câte o oosferă.

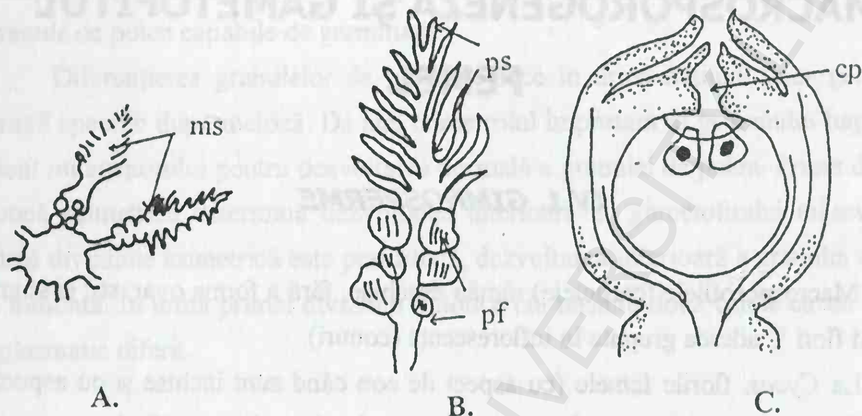


Fig. 33 – *Cycas revoluta*: A – floare matură; B – macrosporofilă; C – secțiune longitudinală prin ovul: cp – cameră polinică, ms – macrosporofile, pf – parte fertilă (cu ovule), ps – parte sterilă (foliacee) (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

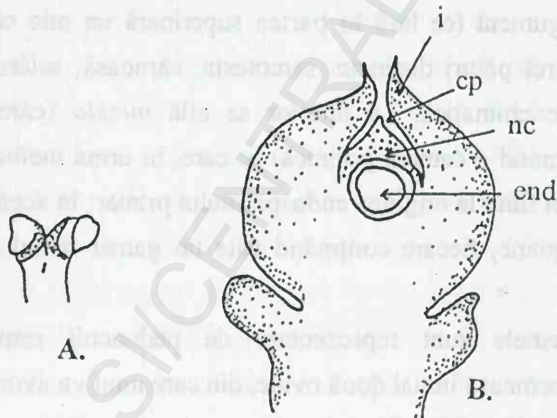


Fig. 34 – *Ginkgo biloba*: A – floarea femelă (ax bifurcat cu ovule); B – secțiune longitudinală prin ovul: cp – cameră polinică end – endosperm, i – integument, nc – nucelă (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

La *Pinus*, conurile femele, cu valoare de inflorescențe, prezintă o axă pe care sunt dispuse în spirală carpele cu câte două ovule la fața superioară (o floare este formată dintr-o bractee, un solz carpelar și două ovule (fig. 35 A); în fiecare ovul, prin meioză iau naștere macrospori, din diviziunile repetate ale unuia din ei rezultând endospermul primar, în care se formează două arhegoane, fiecare cu câte un gamet femel, numit oosferă. O structură asemănătoare are și floarea de la *Araucaria* (fig. 35 B).

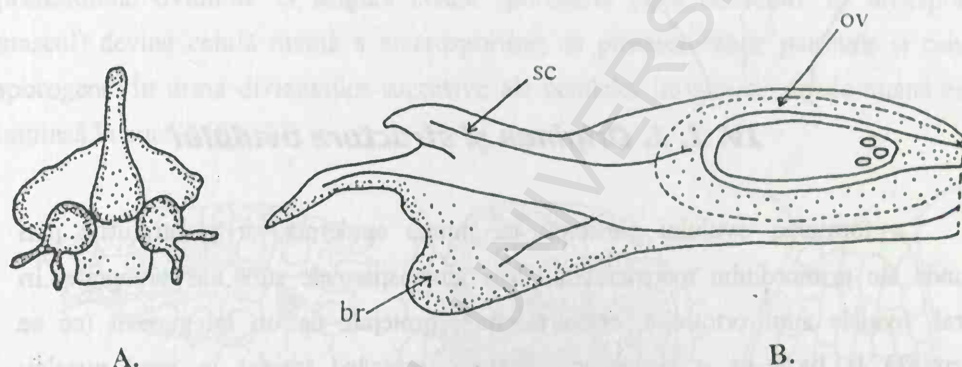


Fig. 35 – Floarea femelă de la conifere: A – carpela cu ovule de la *Pinus*; B – secțiune longitudinală prin bractea și solzul carpelar cu ovulul de la *Araucaria bidwillii* în momentul fecundației: br – bractee, sc – solz carpelar, ov – ovul (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

La *Chlamidosperme** (*Ephedra*, *Gnetum*), florile au 1-3 serii de bractei (considerate ca formând un periant). Unicul ovul are integumentul prelungit în formă de tub, simulând un stil cu rol de stigmat. Pot exista și 1-2 integumente, interpretate de unii autori drept periant (fig. 36).

* Prin anumite particularități, acest mic grup de plante este intermediar între gimnosperme și angiosperme, fără a se putea afirma cu certitudine că angiospermele ar deriva din chlamidosperme. Principalele caractere distinctive: ovulul este înconjurat de un înveliș care amintește de peretele ovarului de la angiosperme, de unde și numele (*chlamys* – cămașă; *sperma* – sămânță); în același timp ovulele nu sunt în întregime incluse în acest înveliș, iar micropilul, uneori alungit, proemină spre exterior și captează polen; xilemul are și trahei pe lângă traheide; la *Gnetum* celulele ciuruite sunt însoțite de celule anexe ca la angiosperme.

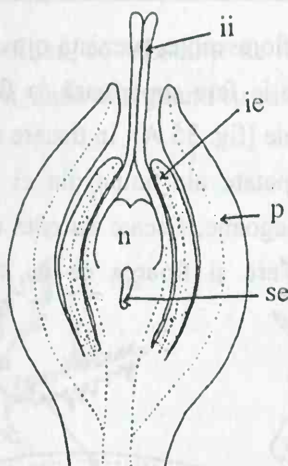


Fig. 36 – Secţiune longitudinală prin floarea femelă de *Gnetum gnemon*: ie – integument extern, ii – integument intern, n – nucelă, p – periant, se – sac embrionar (d. Strasburger, 1999)

IV. 1. 1. Originea şi structura ovulului

La formarea ovulului participă nu numai epiderma, ci şi straturile mai profunde ale primordiului meristematic, deci gimnospermele sunt eusporangiate. În general, ovulele sunt ortotrope, crassinucelate, protejate de un integument (ce se diferenţiază la bază ca o excrescenţă inelară, crescând treptat în jurul nucelei: *Ephedra, Gnetum*). Integumentul este tristratificat (sarcotestă, scerotestă şi endotestă), prezentând fascicule conducătoare (duble la *Cycas* – argument conform căruia unicul integument ar proveni din fuzionarea a două integumente).

La baza ovulului integumentul poate concreşte cu nucela, caracter de superioritate întâlnit la *abietacee*.

La *Araucaria*, nucela este foarte proeminentă apical, ieşind din micropil şi funcţionând ca un stigmat.

Integumentul delimitează un micropil la vârful ovulului: bifid, oblic, papilos, prin care pătrund granulele de polen pe nucelă.

Nucela are la vârf o cameră polinică (cycadale, bennettitale, cordaitale, ginkgoale şi chiar la grupe mai evoluate: *Ephedra, Gnetum*), rezultând din degenerarea ţesutului de deasupra nucelei. Camera polinică se deschide direct spre micropil când începe formarea endospermului primar.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

La conifere, lipseşte camera polinică, dar în momentul polenizării, în vârful nucelei se dezorganizează parte din celule, rezultând o excavaţie cu rol în crearea unui spaţiu necesar germinării granulei de polen.

IV. 1. 2. Dezvoltarea macrosporului femel

Celula mamă a macrosporilor rezultă tot din celule hipodermice ale primordiului ovulului. O singură celulă sporogenă (spre deosebire de arhesporul mascul) devine celulă mamă a macrosporilor; ea produce celule parietale şi celule sporogene. În urma diviziunilor succesive ale celulelor învecinate, celula mamă este împinsă în nucelă (fig. 37).

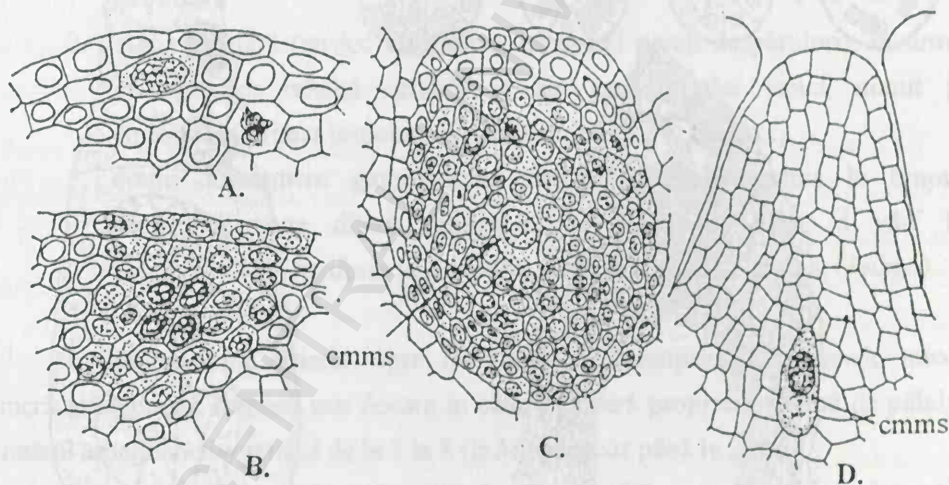


Fig. 37 – Formarea celulei mame macrosporale la *Zamia floridana*: A – secţiune printr-un macrosporofil în care s-a diferenţiat o celulă arhesporală primară; B – un stadiu mai avansat de dezvoltare cu patru celule sporogene separate de epidermă; C – nucela cu complexul celular sporogen în care este vizibilă celula mamă macrosporală; D – nucela, cu vârful puternic dezvoltat şi cu celula mamă macrosporală: cmms – celula mamă macrosporală (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

➤ *Macrosporogeneza*

Acest proces este legat de meioză. Cei 4 macrospori rămân grupaţi liniar în ţesutul nucelei: 3 degenerează, iar unul devine macrospor tipic, ce va da naştere (prin mitoze repetate) la gametofitul (protalul) ♀ (fig. 38).

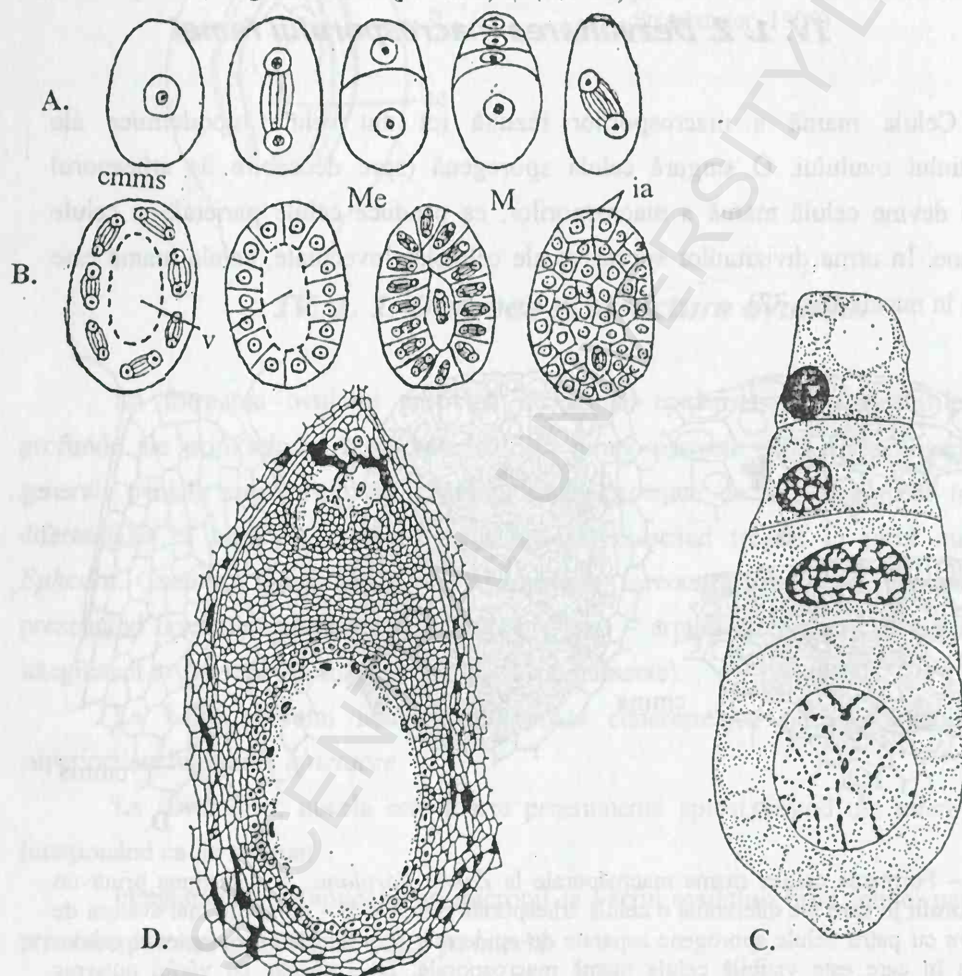


Fig. 38 – Macrosporogeneza (A) şi dezvoltarea gametofitului femel (B) la gimnosperme (scheme), C – *Pinus laricio* – tetrada cu macrospori (cei trei superiori încep să se reducă), D – *Pinus strobus* – stadiul cu nuclei liberi în dezvoltarea gametofitului mascul: cmms – celula mamă macrosporală, ia – iniţialele arhegoanelor, Me – meioza, M – macrospori, v – vacuolă (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

BOTANICA – CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Chiar când există mai multe celule mamă ale macrosporilor (3-6 la *Taxodiaceae*) şi formează fiecare din ele câte o tetradă de macrospori, doar un singur macrospor va fi funcţional.

La formarea, prin meioză, a macrosporilor pot rezulta numai 3, cel de-al 4-lea degenerând şi fiind asimilat de ceilalţi (*Ephedra*).

➤ ***Dezvoltarea gametofitul femel*** (protalul femel sau endospermul primar)

Va rezulta dintr-un singur macrospor (bazal, chalazal). În dezvoltarea lui se deosebesc, în general, 3 etape:

1. etapa nucleară (au loc diviziuni libere ale nucleilor); macrosporul creşte mult, se vacuolizează, nucleul se divide repetat; în final numărul nucleilor va fi foarte mare (256 la *Taxus, Ginkgo*; 500 la *Ephedra*; peste 6000 la *Sequoia*);
2. etapa celulară (au loc citocineze, rezultând pereţi despărţitori); în urma citocinezelor rezultă celulele *n* ale gametofitului femel, numit şi endosperm primar (omolog *macroprotalului* de la ferigi);
3. etapa diferenţierii gametofitului femel; aspectul acestuia în timpul fecundaţiei este diferit (elipsoidal la *Pinaceae*; turtit la vârf la *Cupressaceae*, fusiform la *Ephedra*, cu cloroplaste la *Cycas* şi *Ginkgo*).

➤ ***Gametogeneza***

În endospermul primar, spre micropil se diferenţiază arhegoanele într-o cameră arhegonială comună sau fiecare în câte o cameră proprie în formă de pâlnie. Numărul arhegoanelor variază de la 2 la 8 (la *Microcycas* până la 200).

Formarea arhegoanelor (fig. 39) începe cu diferenţierea unor celule din regiunea micropilară a endospermului primar, care nu se mai divid, ci cresc şi devin *celule iniţiale ale arhegoanelor*.

O asemenea celulă iniţială se divide periclin şi rezultă două celule suprapuse: *celula primară a gâtului* (spre micropil) şi *celula centrală* (spre interior).

Celula primară a gâtului se divide, dând câteva celule (2 la *Cycas*, mai multe la alte specii – peste 32 la *Ephedra*) ale gâtului arhegonului.

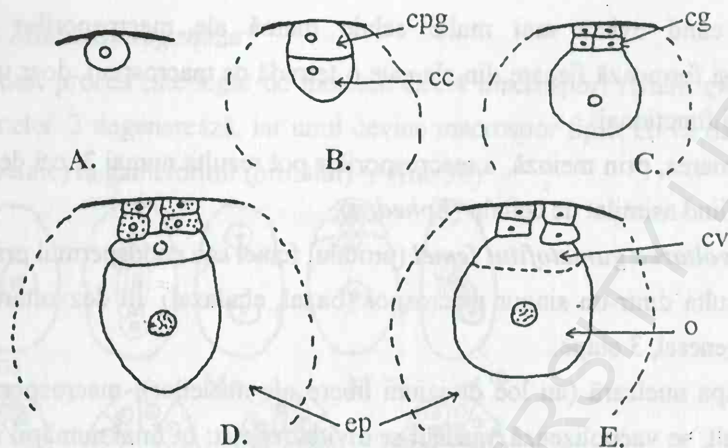


Fig. 39 – Originea arhegonului de la *Pinus*: A – celula inițială a arhegonului, B – D – stadii intermediare de dezvoltare, E – arhegon matur: cc – celula centrală, cg – celula gâtului, cpg – celula primordială a gâtului, cv – celula ventrală, ep – endosperm primar, o - oosfera (d. Grințescu, 1985)

Celula centrală se divide (la *Taxus* devine direct oosferă), dând două celule: *celula ventrală* (superioară, numită și *celula canalului*, pe cale de reducere) și gametul femel - *oosfera* (inferioară).

Cu timpul, celulele gâtului și celula ventrală se gelifică, rezultând o substanță gelatinoasă ce umple gâtul arhegonului matur.

La *Ephedra* nu se formează o celulă ventrală, ci doar un nucleu ventral. În același timp, în jurul nucleului oosferei se formează o zonă plasmatică densă, care se aseamănă cu acumularea plasmei în jurul nucleului oosferei la angiosperme.

La *Gnetum* nu se formează arhegoane, ci se diferențiază tuburi ale gametofitului ♀, cu rol de celule reproducătoare.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IV. 2. ANGIOSPERME

Gineceul (G) cuprinde totalitatea carpelelor. *După numărul de carpele*, gineceul poate fi: monocarpelar (*Fabaceae*) sau pluricarpelar (caz obişnuit).

După relaţia dintre carpele, gineceul pluricarpelar poate fi: apocarp, cu carpele libere (*Magnoliaceae*, unele *Ranunculaceae*, unele *Rosaceae*) şi cenocarp sau sincarp, cu carpele concrescute (eusincarp, plurilocular, cu placentaţie axilară, ca la *Iridaceae*, *Liliaceae*; lisicarp, unilocular, cu placentaţie centrală, ca la *Primulaceae*; paracarp, unilocular, cu placentaţie parietală, ca la *Violaceae*).

Placenta este porţiunea din peretele ovarului de care se prind ovulele. *Placentaţia* este modul în care sunt dispuse placentele în ovar. La gineceul monocarpelar, placentaţia poate fi marginală, mediană şi parietală. La gineceul pluricarpelar, placentaţia depinde de modul în care sunt sudate carpelele componente, putând fi axilară, parietală şi centrală.

După numărul de carpele, gineceul cenocarp poate fi: bicarpelar (*Apiaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Poaceae*), tricarpelar (*Liliaceae, Iridaceae*), pentacarpelar (*Primulaceae, Caryophyllaceae*).

O carpelă cuprinde. ovar, stil şi stigmat.

Ovarul este partea bazală a carpelei; după raportul dintre gineceu şi receptaculul pe care se inseră restul pieselor florale (stamine, petale, sepale) deosebim:

- *ovar superior*: liber în centrul florii, deasupra celorlalte piese florale; florile se numesc hipogine (*Ranunculaceae, Brasicaceae, Fabaceae ,Liliaceae*);
- *ovar semiinferior*: adâncit în receptacul, cu care nu concreşte; florile se numesc perigine (prunoidee);
- *ovar inferior*: adâncit în receptacul, cu care concreşte (aderent) sau nu (liber); florile se numesc epigine (*Asteraceae, Cucurbitaceae,* unele *Rosaceae*).

Structura carpelei (în secţiune transversală, la nivelul ovarului) cuprinde: epidermă externă (inferioară), mezofil cu fascicule conducătoare (median – corespunzător nervurii mediane, lateral – corespunzător liniei de sudură, placentar –

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

corespunzător placentei) şi epiderma internă (ce delimitează loja ovariană, în care se formează ovule).

Numărul de ovule din ovar variază: 1 la *Urtica dioica*, *Asteraceae*, *Poaceae*; 2 la *Apiaceae*; 4 la *Lamiaceae*, *Boraginaceae*; zeci, sute şi chiar mii la *Orchidaceae*.

Un ovul prezintă (fig. 40):

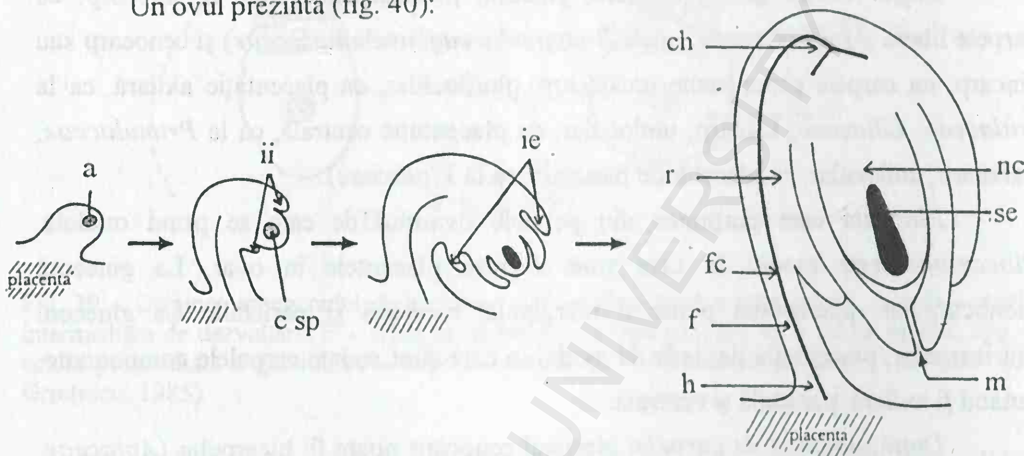


Fig. 40 – Dezvoltarea unui ovul anatrop: a – arhespor, ch – chalaza, c sp – celulă sporogenă, f – funicul, fc – fascicul conducător, h – hil, ie – integument extern, ii – integument intern, m – micropil, nc – nucelă, r – rafeu, se – sac embrionar (d. Roland şi Roland, 1987)

- funiculul, cu rol de a fixa ovulul de placentă; el prezintă o mică gâtuitură numită hil; prin funicul pătrunde un fascicul conducător din placentă până la baza corpului ovulului, locul de ramificare a fasciculului numindu-se chalază (acest fascicul îşi continuă traseul prin unicul integument sau numai prin cel extern);
- corpul ovulului cuprinde: integumentul sau integumentele (lasă la polul superior un mic orificiu numit micropil) care protejează nucela (macrosporangele) parenchimatică, cu celule diploide. În nucelă, în urma procesului de macrosporogeneză va lua naştere macrosporul (sacul embrionar, tânăr, uninucleat); prin trei mitoze succesive, unicul nucleu al sacului embrionar va da 8 nuclei, din care doi se vor uni, sau nu, intrând în componenţa celulei centrale, diploide; aşadar, în final, sacul embrionar are 7 nuclei: la polul micropilar oosfera

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

(gametul femel) încadrată de două sinergide, la polul chalazal 3 antipode, iar în porţiunea dintre ele, nucleul secundar (2n).

➤ *Tipuri de ovule* (fig. 41):

- *ortotrop* (drept): cu hilul, chalaza şi micropilul pe aceeaşi axă (*Juglans regia*, *Urtica dioica*, *Fagopyrum esculentum*);
- *anatrop* (răsturnat): cu micropilul şi chalaza pe axa nucelei şi cu hilul apropiat de micropil; funiculul concreşte parţial cu integumentul (rafeu); se întâlneşte la cele mai multe plante;
- *campilotrop* (curbat): nucela este recurbată, micropilul, chalaza şi hilul se află în puncte diferite (*Beta vulgaris*, *Dianthus*, *Brassica oleracea*, *Pisum sativum*);
- *hemianatrop* – când nucela şi integumentele formează un unghi drept cu funiculul (ca la *Ranunculus*, *Notoschordum*);
- *amfitrop* – seamănă cu cel campilotrop, însă curbura afectează şi sacul embrionar (*Alismataceae*, *Butomaceae*).

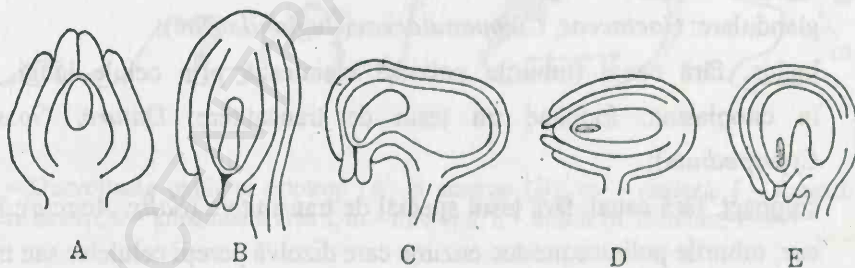


Fig. 41 – *Tipuri de ovule* (secţiuni longitudinale): A – ortotrop, B – anatrop, C – campilotrop, D – hemianatrop, E – amfitrop (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IV. 2. 1. Carpela: origine şi structură

Carpelele (*megasporofilele*) cu ovule formează gineceul. Ele sunt axe sterile, turtite şi foliarizate, cu ovule (*megasporangiofori*) în care se află nucela (*megasporangele*) cu *megaspori*.

Carpelele se diferenţiază din primordii meristematice de formă peltată; ulterior, devin ascidiforme (utriculate) prin concreşterea marginilor; iniţial rămâne o fantă ventrală, ce se închide şi ea, iar în interiorul cavităţii (ovariene) se diferenţiază ovule.

O carpelă apare ca o mică frunză pliată longitudinal de-a lungul nervurii mediane (marginile opuse sudându-se). Curând, se diferenţiază ovarul, stilul şi stigmatul. Ovarul are un număr variabil de ovule situate pe placentă.

Stilul poate fi:

- <u>deschis</u>, cu canal larg căptuşit de epiderma internă (rol nutritiv şi de conducere a tuburilor polinice: *Papaveraceae, Aristolochiaceae,* multe monocotiledonate);
- <u>semiînchis</u>, cu canal căptuşit de un ţesut de transmitere (2-3 straturi de celule glandulare: *Cactaceae, Campanulaceae, Juglandaceae*);
- <u>închis</u>, fără canal (tuburile polinice înaintează prin celule lungi, bogate în citoplasmă, formând un ţesut de transmitere: *Datura, Gossypium, Cypripedium*);
- <u>compact</u>, fără canal, fără ţesut special de transmitere (*Salix, Acacia*); în acest caz, tuburile polinice produc enzime care dizolvă pereţii celulelor sau trec prin spaţiile intercelulare.

Stigmatul poate fi mono- sau plurilobat, în funcţie de numărul de carpele ale gineceului, cu papile de origine epidermică, ce secretă un lichid vâscos care reţine polenul şi favorizează germinarea acestuia. Stigmatul poate fi simplu (sferic, cilindric) sau modificat (discoidal, foliaceu, fusiform, plumos). Un stigmat cu suprafaţă mare este corelat cu anemofilia, în timp ce unul bine conturat reflectă entomofilia.

BCU IAȘI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IV. 2. 2. Dezvoltarea şi structura ovulului

Ovulele apar iniţial ca primordii conice, ce devin ulterior ovoidale, având un *funicul* bine fixat de placentă şi un *corp* plin cu ţesut parenchimatic diploid numit *nucelă*, protejat de 1-2 *integumente* ce lasă la vârful ovulului un *micropil* (fig. 41).

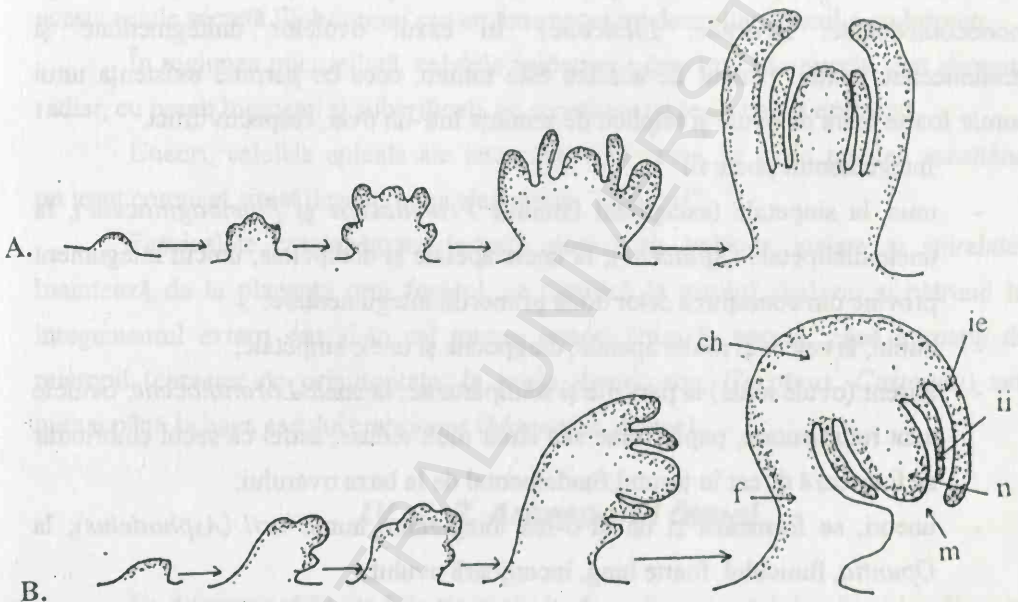


Fig. 41 – Dezvoltarea ovulului ortotrop (A) şi anatrop (B): ch – chalază, f – funicul, ie – integument extern, ii – integument intern, m – micropil, n – nucela (d. Bonnier, 1904)

În ontogeneza ovulului, prima se diferenţiază nucela, delimitată de o epidermă unistratificată. În funcţie de gradul de dezvoltare a nucelei, ovulele sunt:

- crassinucelate, cu parenchim nucelar pluristratificat (*Liliaceae, Rosaceae, Euphorbiaceae, Polygonaceae, Salicaceae*);
- tenuinucelate, cu câteva celule nucelare centrale, dispuse uniseriat (*Apiaceae, Solanaceae, Asteraceae*).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

La ovulele tenuinucelate și cu un integument, nucela se dezorganizează de timpuriu și sacul embrionar vine direct în contact cu integumentul intern (adesea, unicul); celulele epidermice, alungite radiar, formează un tapet integumentar (endoteliu), ce servește ca intermediar pentru transportul substanțelor nutritive din integument în sacul embrionar, prin enzimele pe care le conține (la majoritatea dicotiledonatelor sinpetale, dar și la unele dialipetale, precum și la unele monocotiledonate: *Araceae, Liliaceae*). În cazul ovulelor unitegmentate și tenuinucelate spațiul ocupat de acestea este minim, ceea ce permite existența unui număr foarte mare de ovule și implicit de semințe într-un ovar, respectiv fruct.

Integumentul poate fi:

- unic, la sinpetale (exceptând familiile *Primulaceae* și *Plumbaginaceae*), la unele dialipetale (*Apiaceae*); la unele apetale și dialipetale, unicul integument provine din contopirea celor două primordii integumentare;
- dublu, la cele mai multe apetale, dialipetale și unele sinpetale;
- absent (ovule nude) la parazite și semiparazite; la unele *Loranthaceae*, ovulele sunt rudimentare, papiliforme sau chiar mult reduse, astfel că sacul embrionar se formează direct în țesutul fundamental de la baza ovarului;
- uneori, se formează și un al 3-lea integument numit *aril* (*Asphodelus*); la *Opuntia*, funiculul, foarte lung, înconjoară ovulul;
- alteori, în regiunea micropilului, din proliferarea integumentului se formează un *caruncul*; arilul și carunculul se vor colora și vor deveni cărnoase la semințele mature, servind la atragerea animalelor ce realizează diseminarea.

Existența sau lipsa integumentelor, ca și numărul lor, structura nucelei, forma ovulului au o mare importanță în taxonomie și filogenie; se consideră că ovulul cu nucelă bine dezvoltată și cu două integumente este de tip primitiv.

Micropilul este un tub gol; uneori este plin cu celule transformate în peri (*Cynara*); alteori, aceste celule devin secretoare, servind la nutrirea tuburilor polinice și conducerea lor spre sacul embrionar. În rare cazuri integumentele concresc, neexistând în acest caz un micropil.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Partea inferioară a ovulului constituie *chalaza* (baza nucelei), la nivelul căreia fasciculele conducătoare provenite din placentă, prin funicul, se ramifică pentru a pătrunde în integumentul extern.

La baza celor două integumente, imediat sub sacul embrionar, se află *hipostaza*, care constă dintr-una (în general), 3 (*Orchideae*) sau numeroase celule (*Zostera*) cu puțină citoplasmă și pereți parțial lignificați ori suberificați; se pare că aceste celule secretă fitohormoni sau enzime necesare dezvoltării sacului embrionar.

În regiunea micropilară, celulele epidermice care învelesc nucela sunt alungite radiar, cu pereți îngroșați și suberificați, ce constituie un țesut numit *epistază*.

Uneori, celulele apicale ale integumentelor cresc, se divid repetat, rezultând un țesut compact situat deasupra nucelei, numit *"opercul"*.

Fasciculele conducătoare (adesea numai cu traheide inelate și spiralate) înaintează de la placentă prin funicul, se ramifică la nivelul chalazei și pătrund în integumentul extern sau și în cel intern, rareori chiar în nucelă, până aproape de micropil (caracter de primitivitate: la unele *Asteraceae, Carpinus, Castanea*) sau numai până la baza sacului embrionar (*Magnolia, Agave*).

IV. 2. 3. Arhesporul femel

Se diferențiază în stadiile timpurii de dezvoltare a ovulului, fiind localizat în nucelă și având origine hipodermică.

În cazul obișnuit, o celulă a nucelei situată imediat sub epidermă, de formă deosebită și mai mare, cu citoplasmă mai densă și nucleu mai mare, reprezintă *celula arhesporală primară*, care este diploidă (2n); ea se divide mitotic, periclin, rezultând două celule suprapuse: una externă, apicală, spre epidermă, numită *celulă parietală* și alta internă, bazală, numită *celulă sporogenă* (arhespor secundar, celulă mamă arhesporală) (fig. 42 A – D).

Celula parietală poate rămâne așa sau se divide (periclin și anticlin), rezultând câteva straturi e care constituie *calota nucelară* (la vârful nucelei); uneori, se

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

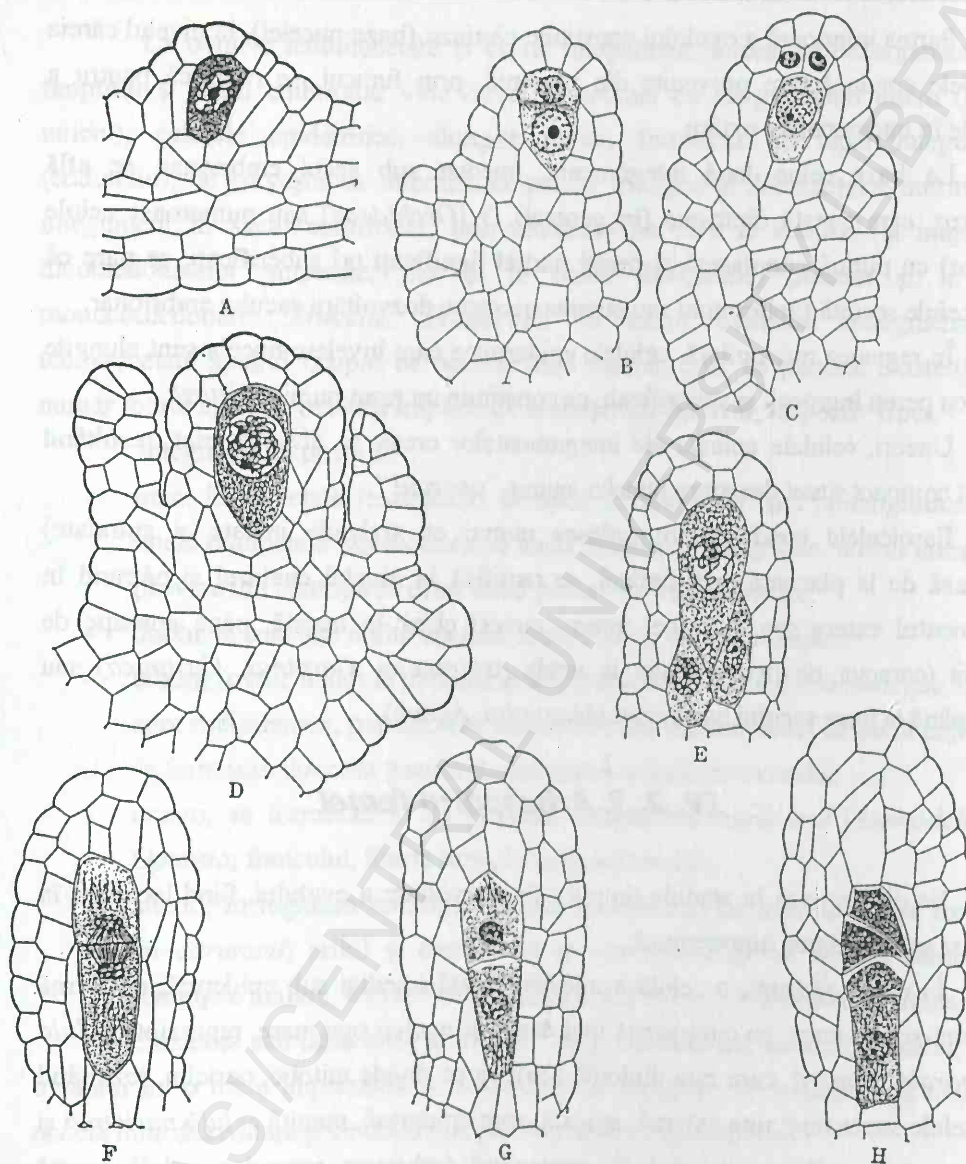


Fig. 42 – Originea arhesporului și formarea macrosporilor la *Hydrilla verticilata*: A – celulă arhesporală primară (cu origine hipodermică); B – diviziunea celulei arhesporale, C – diviziunea anticlină a celulei parietale, D – ovul cu celula mamă a macrosporilor, E – celula mamă a macrosporilor în profaza I, F, G – prima diviziune celulei mamă a macrosporilor rezultând o diadă, H – tetradă de macrospori (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

asociază şi celule provenite din diviziunea celor epidermice (*Vitis, Prunus*), purtând numele de *calotă epidermică* şi având rol în împingerea celulei sporogene spre centrul nucelei. Calota este caracteristică mai ales pentru ovulele crassinucelate şi are valoare taxonomică şi filogenetică.

La ovulele tenuinucelate de la sinpetale (*Convolvulaceae*) şi de la familii evoluate (*Apiaceae, Orchidaceae*) calota lipseşte, ceea ce constituie un caracter de superioritate.

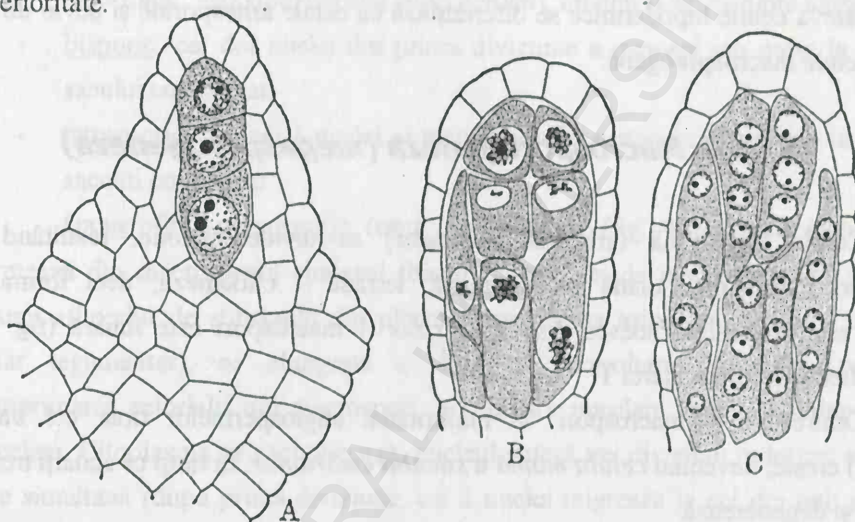


Fig. 43 – A – Ovul cu trei celule sporogene (*Hydrilla verticicllat*); B – *Achillea millefolium* - nucelă cu mai multe celule mamă ale macrosporilor în profază; C – *Chrysanthemum corimbosum* – nucelă cu mai multe celulă mamă a macrosporilor, fiecare cu câte patru nuclei (d. Maheshwari, 1950)

Variaţii:

- la *Hydrilla* se observă două sau uneori trei celule arhesporale dispuse într-un şir (fig. 43 A);
- mai multe celule hipodermice se diferenţiază ca celule arhesporale primare (arhespor pluricelular); fiecare din ele se divide periclin, formând câte o celulă parietală, ce se va divide repetat şi o celulă sporogenă, ce va deveni celulă macrosporogenă (la *Rosaceae, Juglandaceae, Fagaceae*) (fig. 43 B, C);

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- o singură celulă hipodermică se diferențiază ca celulă arhesporală, ce se divide periclin, rezultând o celulă parietală care nu se mai divide și o celulă sporogenă care va deveni celulă macrosporogenă;
- o singură celulă hipodermică se diferențiază ca celulă arhesporală, și fără a se mai divide, devine direct celulă macrosporogenă (la monocotiledonate și la unele dicotiledonate sinpetale cu ovule tenuinucelate);
- câteva celule hipodermice se diferențiază ca celule arhesporale și devin direct celule macrosporogene.

IV. 2. 4. Macrosporogeneza (megasporogeneza)

Celula sporogenă (arhespor secundar) se divide meiotic, rezultând 4 macrospori haploizi(n): diadă – citocineză, tetradă – citocineză, deci formarea pereților este succesivă; adesea dispoziția celor 4 macrospori este liniară (fig. 42 E – H), alteori în forma literei T.

Dintre cei 4 macrospori, la majoritatea angiospermelor doar cel bazal (chalazal) crește, devenind *celula mamă a sacului embrionar*, în timp ce ceilalți trei se atrofiază și degenerează.

Chiar în cazul unui arhespor pluricelular, numai un singur macrospor devine sac embrionar (rareori câțiva, dar tot unul se dezvoltă, ca la *Potentilla heptaphylla*).

Variații:

- adesea se formează numai 3 macrospori (se elimină o diviziune într-una din celulele diadei);
- uneori dispare peretele despărțitor în diada funcțională, rezultând un sac embrionar bisporic;
- nu are loc nici o citocineză în timpul meiozei; în acest caz vorbim de formarea unui *cenomacrospor* (sac embrionar tetrasporic);
- uneori (*Laurus, Galium, Sedum*) macrosporul emite la partea superioară excrescențe laterale, alungite în formă de tuburi, având valoare de haustori ce

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ies din nucelă şi integumente, pătrunzând în ţesutul de la partea superioară a ovulului şi chiar al placentei, de unde absorb substanţe nutritive pentru sacul embrionar.

➤ *Formarea şi structura gametofitului femel* (sacului embrionar germinat)

Tipuri de gametofiţi:

- monosporic: unul dintre cei 4 macrospori participă la formarea sacului embrionar; este tipul normal (*Polygonum*), întâlnit la 80 % dinte angiosperme;
- bisporic: cei doi nuclei din prima diviziune a meiozei iau parte la formarea sacului embrionar;
- tetrasporic: toţi cei 4 nuclei ai macrosporului cenocitic contribuie la formarea sacului embrionar.

Gametofitul monosporic (tipul *Polygonum*) (fig. 44). Sacul embrionar se formează din macrosporul chalazal (bazal) al tetradei de macrospori. El creşte (pe seama afluxului de substanţe din placentă, pe seama asimilării ţesutului nucelar şi chiar tegumentar), se alungeşte o dată cu dezvoltarea ovulului, provocând comprimarea celorlalţi trei macrospori, a celulelor nucelare vecine şi chiar a calotei nucelare. Citoplasma se vacuolizează, nucleul suferă trei diviziuni mitotice, citocineza este simultană (după prima diviziune, cei 2 nuclei migrează la cei doi poli ai sacului embrionr, vacuolele confluează într-una mare, centrală, care îi separă). După ce au rezultat cele două grupe de câte 4 nuclei, se conturează cele 7 celule:

- aparatul oosferic (la polul micropilar) cuprinde oosfera (gametul femel, cu nucleu bazal) şi două sinergide mici, cu nuclei apicali;
- aparatul antipodial (la polul chalazal) cuprinde 3 antipode;
- celula centrală (secundară) a sacului embrionar, cu 2 nuclei haploizi (n) nefuzionaţi sau cu un nucleu diploid 2n.

Tipul *Oenothera* (fig. 45): macrosporul funcţional este cel mai apropiat de polul micropilar; divizându-se doar de două ori, va forma un sac embrionar cu doar două sinergide, o oosferă şi un singur nucleu polar (lipsesc antipodele şi un nucleu polar).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

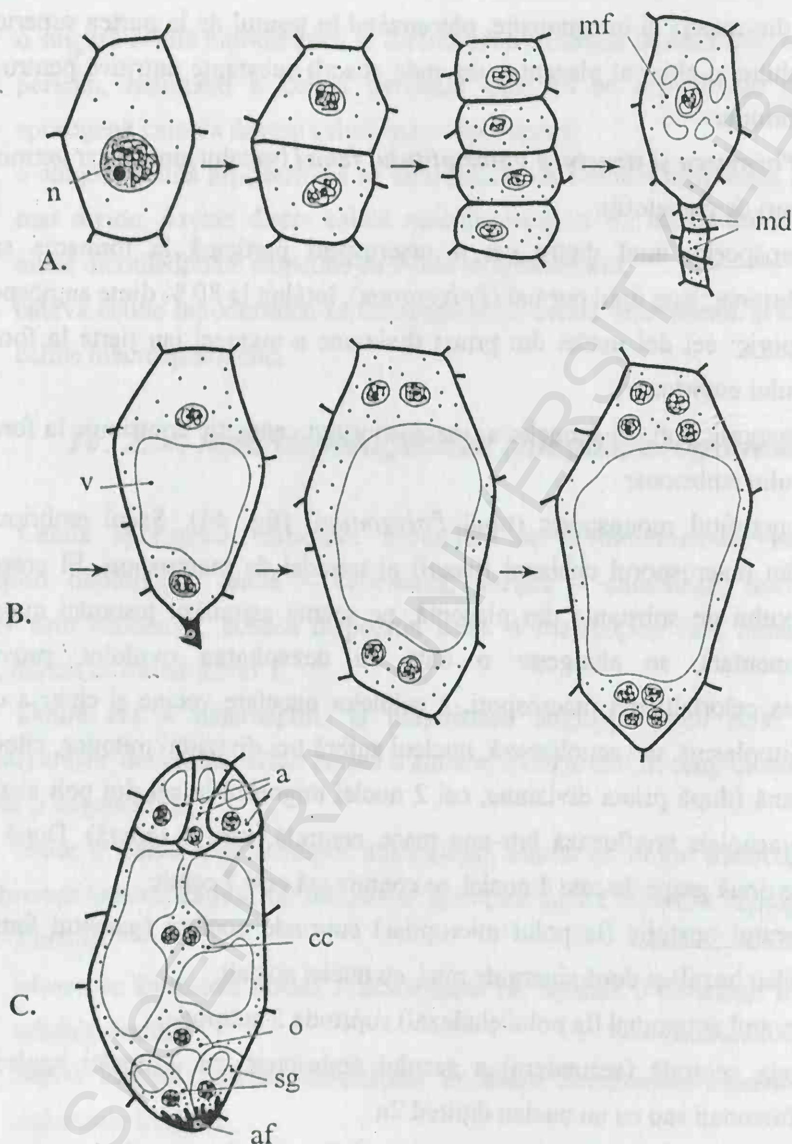


Fig. 44 – Formarea sacului embrionar de tip *Polygonum:* A – macrosporogeneza, B – formarea gametofitului femel, C – sac embrionar: a – antipode, af – aparat filiform, cc – celulă centrală, m – macrospor (d – degenerat, f – funcțional), n – nucleu, o – oosferă, sg – sinergide, v – vacuolă (d. Kleiman, 2001)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

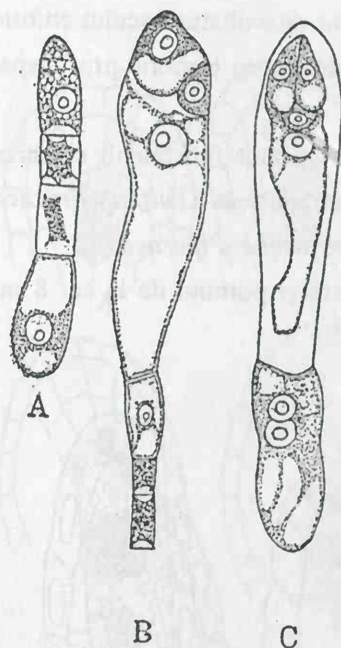


Fig. 45 – Formarea sacului embrionar la *Oenothera suaveolens*: A – tetradă de macrospori (atât macrosporul micropilar cât şi cel chalazal sunt mai mari), B – formarea sacului embrionar din macrosporul micropilar (ceilalţi trei macrospori sunt în curs de degenerare), C – sac embrionar (d. Maheshwari, 1950)

Gametofitul bisporic (tipul *Allium*) (fig. 46). În cursul meiozei, doar doi macrospori sunt funcţionali (ceilalţi doi nu se individualizează). Celula macrosporogenă se divide heterotipic, rezultând două celule dintre care cea superioară degenerează. În cea inferioară mai are loc o diviziune şi nucleii migrează spre polii celulei, fiind separaţi de o vacuolă mare, centrală, constituind astfel stadiul bisporic în dezvoltarea sacului embrionar. Plecând de la aceşti doi macrospori funcţionali rezultă un sac embrionar tipic, cu 8 celule (întâlnit la dicotiledonate: *Viscum*, unele specii de *Ranunculaceae*) şi la monocotiledonate: *Liliaceae, Amaryllidaceae, Orchidaceae*.

La *Convallaria majalis* (fig. 47), în urma primei diviziuni a celulei mamă a macrosporilor rezultă o diadă, iar în urma celei de a doua, o tetradă de forma literei T. Doi dintre pereţii celulari ai diadei se resorb ulterior, rezultând două celule: una micropilară şi una chalazală; cea din urmă creşte şi are rol predominant în formarea sacului embrionar. Cei doi nuclei ai acestei celule se divid, rezultând patru, apoi opt

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

nuclei în sacul embrionar matur. Deci, la *Convallaria* dezvoltarea sacului embrionar pare la început de tip monosporic, însă ulterior devine de tip bisporic prin dispariția celor doi pereți celulari la sfârșitul meiozei.

Gametofitul tetrasporic. Toți cei 4 macrospori sunt funcționali și participă împreună la formarea sacului embrionar de tip tetranucleat (*Tulipa, Fritillaria*), octonucleat (*Adoxa*), cu mai mult de 8 nuclei (*Euphorbiaceae, Piperaceae*).

Tipul *Adoxa*: cei patru nuclei se divid o dată și pornind de la cei 8 nuclei rezultați se va edifica un sac embrionar normal (fig. 48).

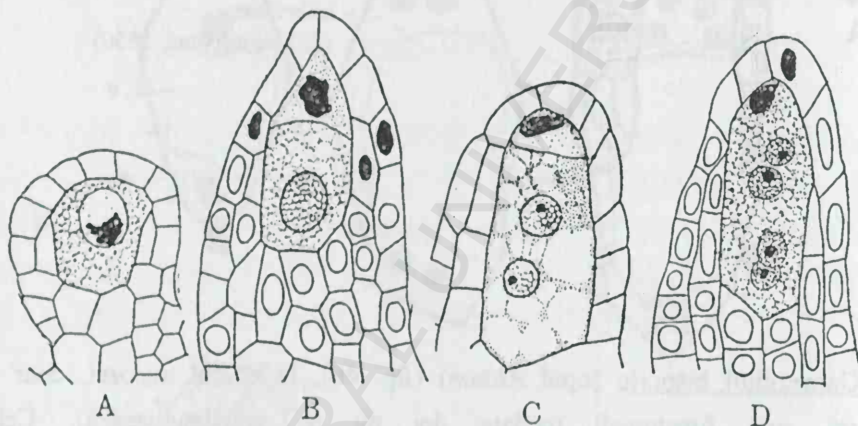


Fig. 46 – Formarea sacului embrionar bisporic la *Alium cepa:* A celula mamă a macrosporului, B – diadă (celula superioară degenerează), C – sac embrionar binucleat, D – sac embrionar tetranucleat (d. Maheshwari, 1950)

Tipul *Fritillaria* (fig. 49): acest tip de dezvoltare, observat și la *Lilium*, este extrem de complex și atipic (dezvoltarea acestui tip de sac a fost numit *fenomenul lui Bambacioni*, fiind descris prima dată în 1928 de autorul menționat (cf. **Camefort** și **Boué,** 1980). În cenocitul tetranucleat rezultat în urma meiozei, unul dintre cei 4 nuclei se plasează la polul micropilar al sacului, iar ceilalți trei la polul opus. Acești trei nuclei fuzionează într-unul, triploid. Acest nucleu triploid și nucleul haploid de la polul micropilar se divid de două ori succesiv, formând un sac embrionar

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

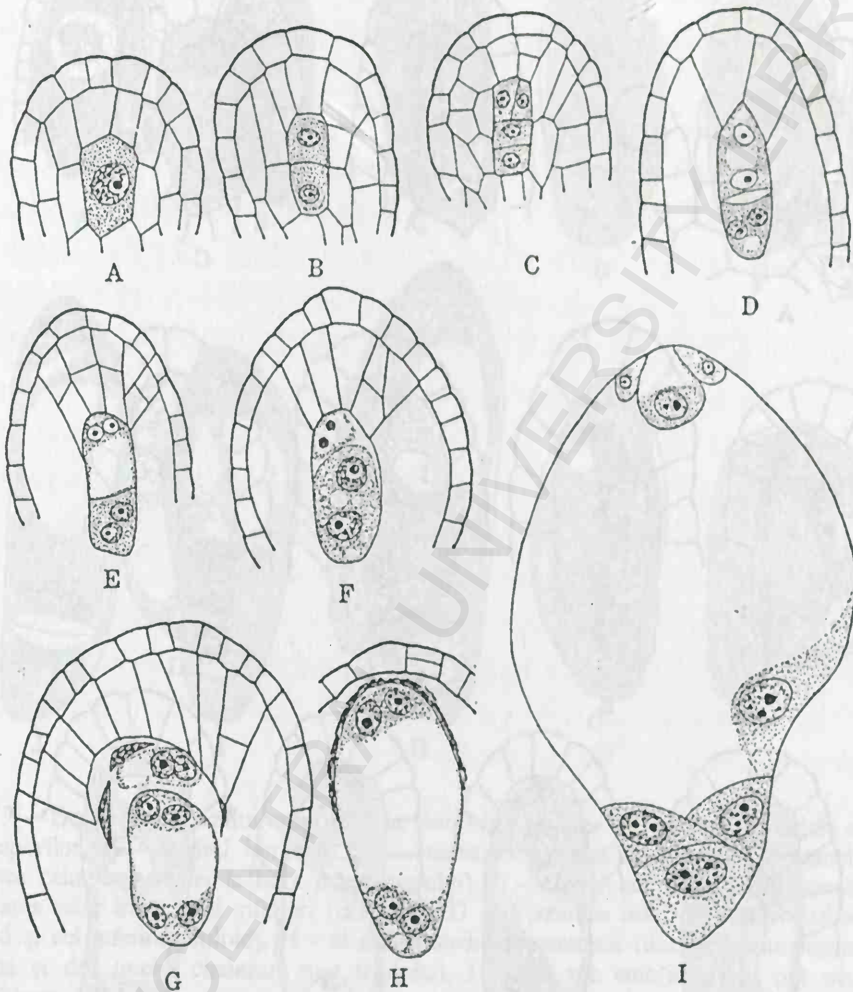


Fig. 47 – Dezvoltarea sacului embrionar de la *Convallaria majalis* A – nucela cu celula mamă a macrosporilor, B – diadă, C – tetradă în formă de T, D – dispariția pereților formați în celulele diadei, E – cele două celule ale diadei sunt binucleate, F – celula micropilară degenerează, iar cea chalazală creşte în volum, G – sac embrionar cu patru nuclei format din celula chalazală (inferioară), H – stadiu mai avansat, I – sac embrionar matur (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

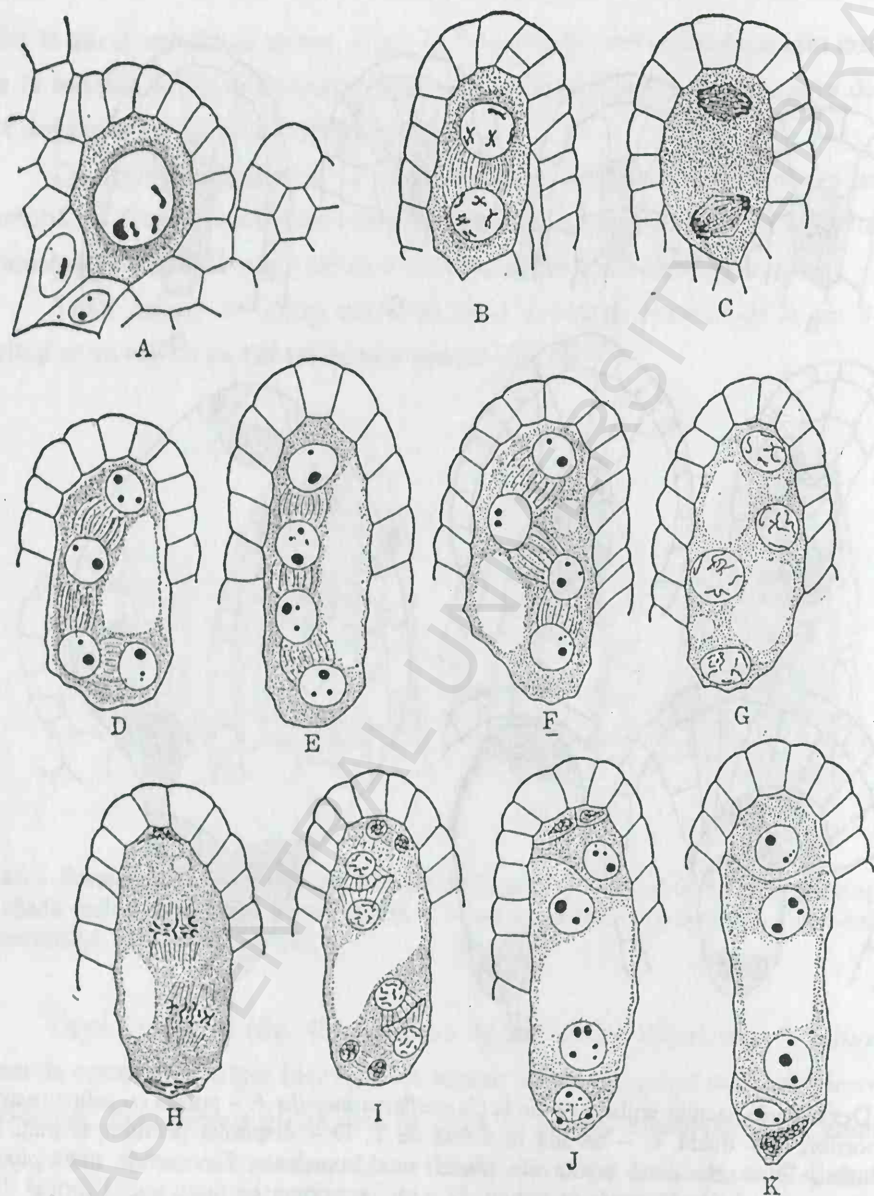


Fig. 48 – Dezvoltarea sacului embrionar la *Adoxa moschatellina*: A – celula mamă a macrosporilor, B – stadiul binucleat, C – diviziunea celor doi unclei, D – G – sac embrionar cu patru nuclei, H – diviziunea celor patru nuclei (metafaza), I - diviziunea celor patru nuclei (telofaza), J, K – embrion matur (d. Maheshwari, 1950)

BCU IAȘI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

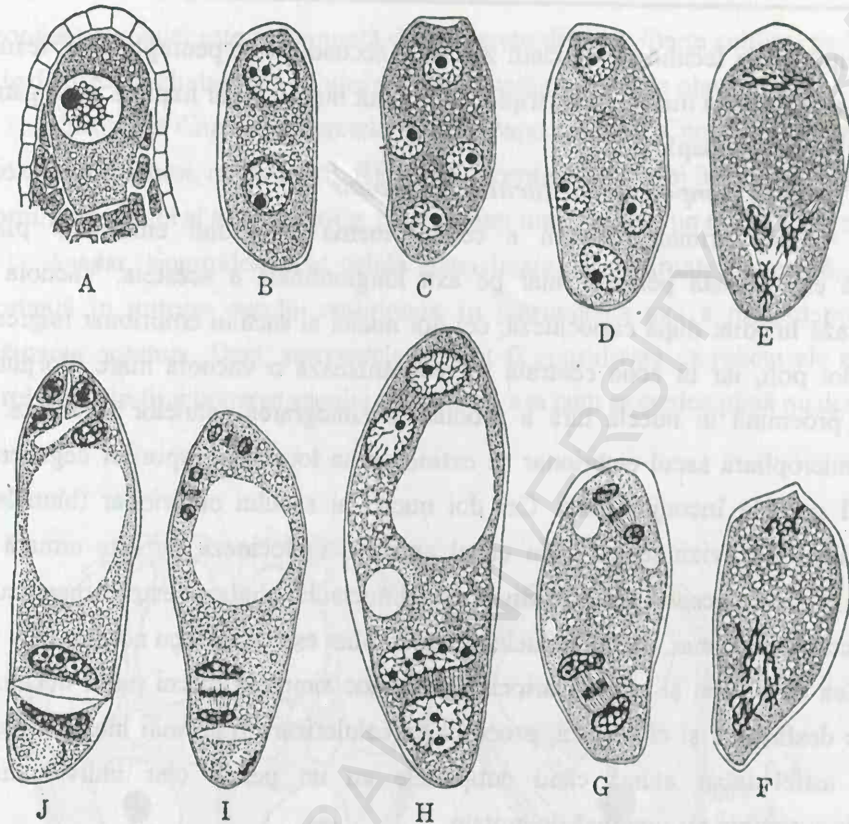


Fig. 49 – Dezvoltarea sacului embrionar la *Fritillaria persica* A – nucela cu celula mamă a macrosporilor, B – stadiul binucleat, C – stadiu tetranucleat, D – stadiu tetranucleat (cu gruparea celor trei nuclei la baza macrosporului), E – diviziunea celor patru nuceli, F – fuzionarea celor trei nuclei inferiori (chalazali), G – diviziunea celor doi nuclei (cel superior haploid şi cel inferior diploid), H - al doilea stadiu tetranucleat (doi nuclei micropilari sunt haploizi şi doi nuclei chalazali sunt triploizi), I , J – sac embrionar cu opt nuclei (d. Maheshwari, 1950)

conţinând opt nuclei, asemănător unui sac embrionar normal, dar patru dintre nuclei, de la vârful sacului sunt haploizi, iar ceilalţi patru, de la bază, sunt triploizi. În final, în sacul embrionar edificat, sinergidele şi oosfera sunt celule haploide, cele trei antipode sunt triploide, unul din cei doi nuclei polari, voluminos este triploid, în timp ce celălalt, de talie mică este haploid.

După dubla fecundaţie, nucleul zigotului secundar este pentaploid. El rezultă ca urmare a unirii unui nucleu polar triploid cu un alt nucleu polar haploid şi un gamet mascul, de asemenea haploid.

➤ *Analiza componentelor sacului embrionar*

În timpul primei diviziuni a celulei mamă a sacului embrionar placa metafazică este situată perpendicular pe axa longitudinală a acesteia. Vacuola se fragmentează imediat după cariocineză, cei doi nuclei ai sacului embrionar migrează spre cei doi poli, iar în zona centrală se reorganizează o vacuolă mare. Porţiunea chalazală proemină în nucelă fără a produce dezintegrarea celulelor adiacente. În regiunea micropliară sacul embrionar se extinde şi ia locul megasporilor degeneraţi, distrugând celulele înconjurătoare. Cei doi nuclei ai sacului embrionar (binucleat) intră simultan în diviziune; ca şi în cazul anterior, cariocineza nu este urmată de citocineză. De data aceasta fusul de diviziune al nucleului chalazal este perpendicular pe axa sacului embrionar, iar cel al nucleului micropliar este paralel cu aceasta.

Cea de a treia şi ultima cariocineză are loc simultan în cei patru nuclei. În paralel se desfăşoară şi citocineza, procesul de celularizare fiind mai intens la polul chalazal, astfel încât atunci când antipodele au un perete clar individualizat, sinergidele şi oosfera nu sunt încă delimitate.

Dispoziţia antipodelor după citocineză este variabilă: ele pot fi dispuse liniar, în triunghi sau în alte poziţii, intermediare.

<u>Sinergidele</u> au una sau mai multe vacuole mari la polul chalazal; nucleul este situat în centru sau la capătul micropilar al celulei, în timp ce o pătrime micropilară a celulei este ocupată de *aparatul filiform* (fig. 50 A); citoplasma este densă; prezenţa unui perete care să înconjoare complet celula este discutabilă.

La microscopul electronic se observă că aparatul filiform este o masă digitiformă situată spre capătul micropilar al celulei şi care pătrunde în citoplasmă; se consideră, de unii autori, a fi o expansiune minusculă a peretelui (pecto-hemicelulozic la început) dintre celule. Peretele ce înconjoară sinergida este incomplet: doar ¼

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

micropilară a celulei este înconjurată de un perete distinct, foarte subţire; pe 2/4 acest perete dispare; ¼ chalazală a celulei este delimitată numai de o plasmalemă.

Uneori (la *Capsella*) peretele este aproape complet. Citoplasma prezintă RE, dictiozomi, ribozomi, mitocondrii. RE este concentrat îndeosebi în regiunea aparatului filiform, ca de altfel şi mitocondriile. Nucleii sunt mari, cu câte un nucleol mare.

Aşadar, sinergidele sunt celule specializate, cu polaritate marcantă, cu mare importanţă în nutriţia sacului embrionar, în pătrunderea aici a tubului polinic, în descărcarea acestuia. Deci, sinergidele nu pot fi considerate ca relicte ale evoluţiei, fără rol direct în funcţionarea sacului embrionar, aşa cum se credea până nu demult.

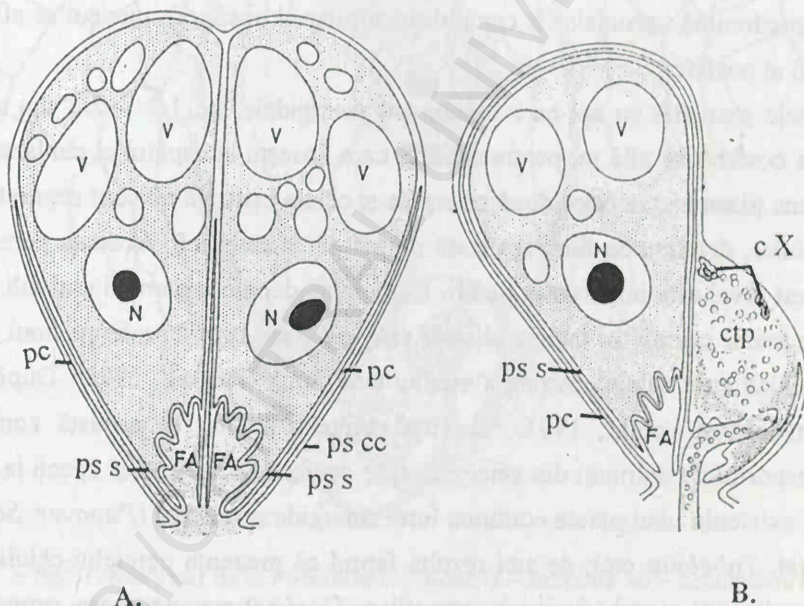


Fig. 50 – Sinergide: A – înainte de fecundaţie, B la pătrunderea tubului polinic: ctp – conţinutul tubului polinic, c X – corpi X, N – nucleu, pc – perete celular, ps – plasmalema (cc – celulei centrale, s – sinergidei), v – vacuolă (d. Jensen şi Fisher, 1968)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Studii recente referitoare la ultrastructura sacului embrionar arată că sinergidele sunt celule foarte active, implicate în sinteza unor substanţe cu rol chimiotactic, ce au rolul de a ghida tubul polinic. De asemenea, sinergida prin care va pătrunde tubul polinic suferă un proces de dezintegrare înainte ca acest proces să aibă loc (fig. 50 B). De asemenea, un alt rol este de absorbţie a substanţelor nutritive din ţesuturile situate în regiunea micropilară a sacului embrionar şi translocarea acestora spre oosferă (**Folsom şi Cass,** 1990, **Mansfield** şi colab., 1991).

Oosfera, localizată tot la polul micropilar, este mai adânc înfiptă în sacul embrionar, formând împreună cu sinergidele un aranjament triunghiular, având o faţă comună cu cele două sinergide şi una cu celula centrală (fig. 60).

Structura oosferei diferă de la specie la specie. Uneori are citoplasmă densă, alteori în ea predomină vacuolele (la capătul micropilar al oosferei); nucleul se află la polul chalazal al oosferei.

Peretele seamănă cu cel care înconjoară sinergidele; pe 1/3 – 2/3 din zona micropilară a oosferei se află un perete subţire, care lipseşte la capătul ei chalazal; în această regiune plasmalema celor două sinergide şi celula centrală nu sunt separate de un perete celular, delimitarea fiind realizată numai de membrană. Absenţa peretelui celular la acest nivel este importantă pentru fecundaţie, deoarece gameţii masculi sunt eliberaţi prin tubul polinic în interiorul unei sinergide, iar apoi transferaţi unul spre oosferă şi celălalt spre celula centrală a sacului embrionar (**Russell**, 1992). După alţi autori (**Mansfield şi colab.**, 1991), absenţa peretelui celular în această zonă ar favoriza transportul de nutrienţi din sinergide spre oosferă. Sunt însă şi specii la care s-a observat existenţa unui perete continuu între sinergide şi oosferă (*Papaver, Scilla, Ornithogalum, Tabebuia* etc); de aici rezultă faptul că prezenţa peretelui celular nu este un impediment pentru fuziunea gameţilor. Oosfera conţine toate organitele celulare obişnuite: plastide, mitocondrii, dictiozomi, ribozomi, RE.

Din punct de vedere funcţional, sinergidele şi oosfera reprezintă o unitate numită de **Huang** şi **Russell** (1992) *unitate femelă germinativă*. Aceasta este

considerată ca fiind alcătuită dintr-un grup minim de celule capabil să primească tubul polinic şi gameţii masculi în vederea dublei fecundaţii.

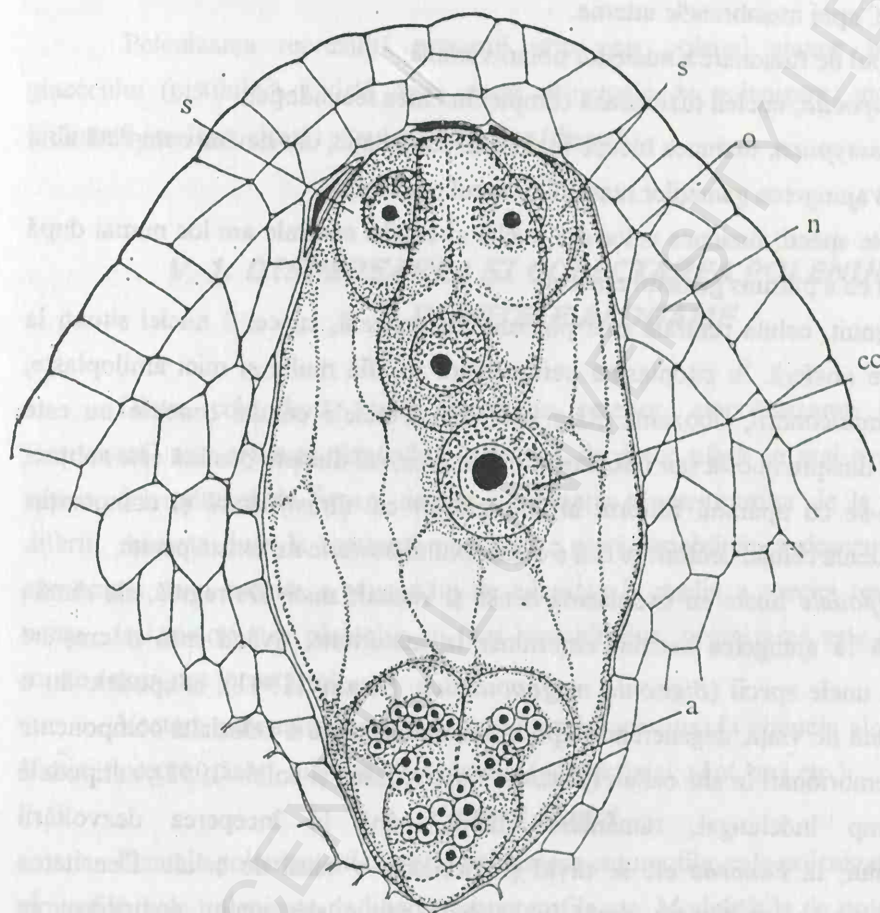


Fig. 51 – Sacul embrionar de la *Pulsatilla montana:* a – antipode, cc – celula centrală a sacului embrionar, n – nucelă, o – oosferă, s – sinergidă (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

Atât sinergidele cât şi oosfera prezintă, aşa cum am subliniat şi anterior, un înalt grad de polaritate. Polaritatea citoplasmatică a oosferei pare a fi un caracter general pentru angiosperme şi un factor important (chiar strict necesar) pentru dezvoltarea ulterioară a zigotului.

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

ale gametofitului femel. Fuziunea celor doi nuclei polari a fost primul caz de fuziune nucleară observat la microscopul electronic: întâi fuzionează membranele externe ale celor 2 nuclei, apoi membranele interne.

Timpul de fuzionare a nucleilor polari variază:

- la *Capsella*, nucleii fuzionează complet înaintea fecundației;
- la *Gossypium*, fuziunea începe înainte de fecundație, dar devine completă abia după ajungerea gameților masculi în sacul embrionar;
- la alte specii, fuziunea celor doi nuclei ai celulei centrale are loc numai după ce în ea a pătruns gametul mascul.

Obișnuit, celula centrală este puternic vacuolizată, cu cei 2 nuclei situați la polul dinspre oosferă. În citoplasma perinucleară se află multe și mici amiloplaste, numeroase mitocondrii, ribozomi, REg sau REn. Peretele celulei centrale nu este complet; cel dinspre nucelă sau integumente este gros, cel dinspre oosferă este subțire, asemănându-se cu aparatul filiform al sinergidelor ca ultrastructură și compoziție. Între plasmalema celulei centrale și cea a complexului oosferic nu există perete.

Antipodele tinere au citoplasmă densă și vacuole mici. De regulă, ele rămân viabile până la ajungerea sacului embrionar la maturitate, având însă o creștere limitată. La unele specii (*Bignonia megapotamica*, **Swamy** 1941), antipodele au o durată limitată de viață, degenerând după formarea completă a celorlalte componente ale sacului embrionar. În alte cazuri (*Tecoma stans*) (**Johri** și colab. 1992), antipodele persistă timp îndelungat, rămânând viabile până la începerea dezvoltării endospermului; la *Poaceae* ele se divid și formează o masă de celule. Densitatea citoplasmei rămâne mai mare decât în celelalte celule ale sacului embrionar. În citoplasmă se observă numeroase vezicule de formă neregulată. Nucleul devine picnotic doar la sfârșitul maturării sacului embrionar.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

V. POLENIZAREA

Polenizarea reprezintă procesul prin care polenul ajunge pe stigmatul gineceului (pistilului). Există două tipuri principale de polenizare: alopolenizarea (indirectă sau încrucişată) şi autopolenizarea (directă).

V. 1. DISPERSAREA ŞI COLECTAREA POLENULUI LA PLANTELE ALOGAME

Dintre cele două tipuri enumerate anterior, alopolenizarea (polenizarea încrucişată) este cea mai răspândită în natură, deoarece oferă un real avantaj pentru specie, determinând de fiecare dată o combinaţie a genotipurilor de la doi indivizi diferiţi. Aceasta duce la existenţa unei foarte mari variabilităţi a descendenţei şi, în consecinţă, la o sporire a capacităţii de adaptare la mediu a speciei respective. De aceea, deşi majoritatea plantelor au flori hermafrodite, polenizarea este, în cele mai multe cazuri, tot încrucişată.

Vectorii polenului (agenţii de transport ai acestuia) la plantele alogame pot fi biotici (insecte, păsări, mamifere) şi abiotici (agenţi fizici: vânt, apă etc.).

Vectorii biotici

Plantele polenizate de insecte se numesc entomofile, cele polenizate de păsări, ornitofile, cele polenizate de lilieci, chiropterofile etc. Modalităţile de polenizare sunt diferite de la o grupă la alta de plante sau chiar în cadrul aceleiaşi grupe (colectarea polenului se face diferit de către insectele din diferite ordine). Interferenţa dintre diverse modalităţi de polenizare poate constitui un dezavantaj pentru plante deoarece, de cele mai multe ori, se observă un grad înalt de specificitate între floare şi agentul polenizator.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

➤ *Entomofilia*

Insectele reprezintă cea mai mare grupă de vectori ai polenului la plantele zoidofile. Pentru a avea loc polenizarea, plantele trebuie mai întâi să atragă polenizatorii. Aceasta se poate realiza fie vizual, fie olfactiv.

Atracția vizuală: fluturii, de exemplu, sunt atrași de culorile galben și roșu. De asemenea, un contrast puternic între roșu închis și galben strălucitor reprezintă un marker puternic pentru insectele din această grupă, determinându-le să realizeze eficient polenizarea florilor unei anumite specii.

Albinele sunt atrase de culorile albastru și violet, situate la capătul spectrului vizibil. De asemenea, ele pot vedea și în ultraviolet. Aceste insecte nu văd culoarea roșie, însă putem găsi albine și pe florile astfel colorate. Acest fapt s-ar putea datora percepției în ultraviolet a unor nuanțe pe care noi nu le putem decela. Pentru a înțelege modul particular de percepție a culorilor de către albine s-au efectuat experimente menite să clarifice cum percep albinele florile colorate în roșu și galben (Koning, 1994). Utilizând diferite filtre (roșii, UV etc.) pentru o cameră foto autorul demonstrează că o floare cu roșu și cu galben este percepută ca având centrul negru (roșul absoarbe în întregime radiația UV) și marginile albe (galbenul reflectă această radiație). În acest mod s-ar explica vizitarea de către albine a florilor roșii, deși ele nu au capacitatea de a percepe această culoare.

Fluturii nocturni și alte insecte ce activează noaptea, sunt atrași îndeosebi de florile albe, dat fiind că vizibilitatea este mult redusă în această perioadă și albul este una din puținele nuanțe decelabile în semiobscuritate.

Când florile sunt mici ele se grupează în inflorescențe mari, vizibile de la distanță. Este cazul unor compozeelor liguliflore (floarea soarelui), la care unele flori (cele marginale, ligulate) au pierdut rolul principal, reproductiv, îndeplinind doar rolul de atragere a polenizatorilor către florile fertile, mai mici, situate în centrul inflorescenței. La umbelifere, numeroase flori mici, albe, galbene sau roz se grupează în umbele simple sau compuse, de dimensiuni variabile, ce atrag insectele polenizatoare.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Atracția olfactivă: Unele insecte, care nu au simțul vizual foarte dezvoltat, pot găsi florile cu ajutorul mirosului. Florile produc diverşi compuşi volatili ce difuzează şi sunt împrăştiați de vânt în jurul plantei. O insectă poate recunoaşte cu uşurință mirosul specific al unei flori şi, urmărind gradientul concentrației acestor compuşi, găseşte floarea cea mai apropiată a speciei respective. În cursul evoluției paralele dintre speciile de plante şi polenizatorii lor, plantele au dobândit capacitatea de a secreta compuşi specifici care atrag un anume polenizator. Se creează astfel o înaltă specializare, în sensul că florile unei specii sunt polenizate doar de câteva sau chiar numai de o singură specie de insecte.

Plantele ale căror flori sunt polenizate de diptere emit un miros mai mult sau mai puțin evident de cadavru, de dejecții sau de ciuperci. Din contra, albinele sunt atrase se mirosurile dulci, ce semnalează prezența nectarului. Fluturii (în special cei diurni) au simțul olfactiv destul de redus, la ei semnalul vizual rămânând determinant pentru orientarea către floare.

Adaptări ale florilor la entomofilie

Forma florilor trebuie să ofere insectelor polenizatoare o platformă de aterizare şi de susținere şi, în acelaşi timp, să prevină „furtul” de polen şi nectar. Forma şi orientarea diferitelor părți ale florii sunt foarte importante pentru realizarea polenizării în momentul în care aceasta este vizitată de insecte. La labiate şi orhidee, petalele din regiunea inferioară a florii au formă lățită, servind drept veritabilă „pistă de aterizare” pentru insectele polenizatoare (fig. 52). De multe ori aceste petale poartă pete, puncte sau linii viu colorate, ce ghidează insecta către sursa de nectar. Căci polenizatorii nu vizitează la nesfârşit florile doar pentru culorile şi parfumul lor. Nici un „serviciu” nu este gratuit. În floare, pe lângă polen, insectele găsesc nectar; acesta este un lichid bogat în carbohidrați, care serveşte drept sursă de energie pentru insectele polenizatoare. Nectarul este produs de glande specializate, numite glande nectarifere sau nectarine, care au localizare diferită funcție de specie. După localizare, acestea sunt de două categorii: florale sau nupțiale şi extraflorale sau extranupțiale.

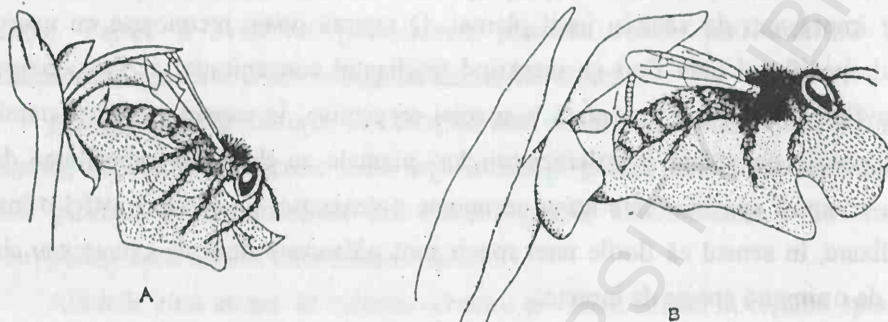


Fig. 52 – Încercarea de acuplare a unei insecte cu o floare de *Ophrys lutea* (A) și cu *Ophrys fusca* (B) (d. Jolivet, 1983)

a. *Nectarinele florale* se pot afla: la baza sepalelor (*Tilia*, *Malva*), la baza petalelor (*Ranunculus*, *Berberis*, *Papaver*), între petale și stamine (*Aesculus*), la baza staminelor (*Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cactaceae*, *Chenopodiaceae*), între androceu și gineceu (*Vitis*, unele *Rosaceae*, *Fabaceae*), la baza stilului (*Cornus* și la unele *Asteraceae*), la baza ovarului (*Solanaceae*, *Lamiaceae*, *Gentianaceae*), la vârful ovarului (*Apiaceae*, *Campanulaceae*), la baza florii (*Salix*, *Lythrum*), pe receptacul (*Acer*). Nectarinele florale se prezintă sub formă de inel (întreg sau divizat), disc, burelet, protuberanțe etc.

b. *Nectarinele extraflorale* pot fi: simple și complexe. Nectarinele simple sunt sesile, nevascularizate, numai de origine epidermică. Nectarinele complexe sunt pedicelate, vascularizate, formate din mai multe tipuri de țesuturi; sunt localizate pe stipele, având forma unor peri secretori pluricelulari (*Vicia*), la baza pețiolului (*Persica*, *Prunus*), la baza limbului foliar (*Cerasus*, *Padus*). Eliminarea nectarului seamănă cu procesul de gutație (eliminarea excesului de apă din plantă, care antrenează și nectarul).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Nectarul, deşi bogat în carbohidraţi, este sărac în alte substanţe nutritive. De aceea insectele polenizatoare consumă şi polenul, care reprezintă o valoroasă sursă de hrană; acesta conţine proteine, amidon, lipide ş.a. Consumul polenului nu afectează însă major polenizarea, deoarece insectele pleacă dintr-o floare cu un număr suficient de granule de polen pentru a le depune apoi pe stigmatul următoarei flori vizitate.

Păstrarea nectarului şi evitarea pierderilor inutile ale acestuia reprezintă însă o necesitate pentru plante. Un caz aparte este cel al orhideei *Habenaria,* descoperită de Darwin şi care posedă un pinten nectarifer de 11 cm; floarea este mirositoare şi are o culoarea albă. Darwin a presupus existenţa unui lepidopter nocturn cu o trompă de 11 cm care realizează polenizarea orhideei. Însă, în decursul vieţii sale, nu a găsit această insectă; 50 de ani mai târziu aceasta a fost descoperită şi într-adevăr poseda o trompă de aproximativ 11 cm lungime.

Florile orhideelor din genul *Ophrys* seamănă ca formă şi ca miros cu femelele unor viespi. Masculii de la această specie ies din pupe o dată cu înflorirea plantei şi, cum era de aşteptat, confundă florile de orhidee cu femelele propriei specii (vezi fig. 52); în urma unei pseudocopulaţii ce are loc între cei doi "parteneri", floarea este polenizată, iar ulterior apar şi femelele de viespe care preiau parfumul orhideei pe care îl utilizează drept feromon. Astfel are loc şi reproducerea polenizatorilor. Acesta este un caz extrem de evoluţie paralelă, când cei doi parteneri (floarea şi insecta polenizatoare) nu se pot reproduce independent (**Koning**, 1994).

La florile speciilor din genul *Salvia* se întâlneşte o adaptare specială la polenizarea cu ajutorul insectelor (fig. 53). Staminele, în număr de două, sunt articulate şi prezintă o parte sterilă, sub formă de pedală şi o parte fertilă cu saci polinici ce conţin granule de polen. Insecta aterizează pe labelul inferior (format din trei petale unite) şi, căutând nectarul în tubul corolei, apasă pe pedala staminei; aceasta se apleacă brusc din articulaţie şi polenul este astfel depus pe spatele insectei care pleacă cu el în altă floare. Stilul, care este lung şi curbat, aduce stigmatul deasupra insectei de unde preia la rândul său, polenul colectat anterior. Astfel, polenizarea încrucişată este asigurată.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

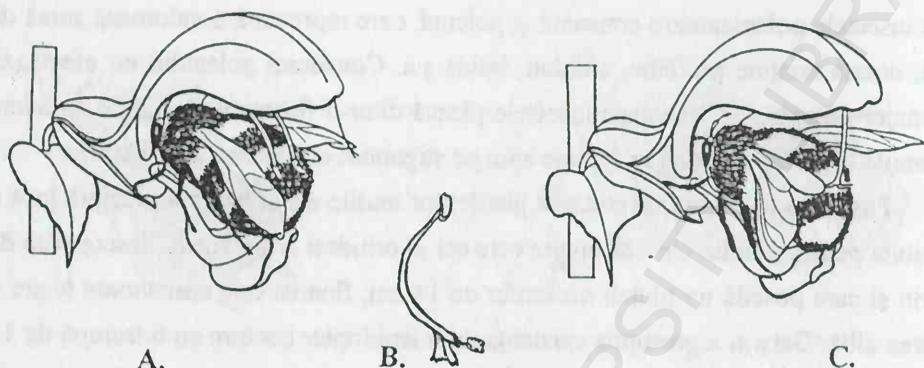


Fig. 53 – Polenizarea unei flori de *Salvia* de către o albină: A – floarea de la care albina ia polenul, B – o stamină izolată, C – depunerea polenului colectat pe stigmatul altei flori (d. Gorenflot, 1989)

➤ *Ornitofilia*

În cazul polenizării cu ajutorul păsărilor, adaptările plantelor sunt diferite față de polenizarea entomofilă. Păsările nu prezință simțul olfactiv la fel de dezvoltat ca cel al insectelor; în schimb, păsările au simțul vizual foarte bine dezvoltat. De aceea, semnalul vizual este esențial în cazul plantelor ornitofile; florile au culori vii, de regulă roșii, galbene sau portocalii. În același timp, păsările au dimensiuni mai mari, de aceea corola sau inflorescențele sunt mai bine dezvoltate, cu petalele mai dure, iar florile au o cantitate mai mare de nectar.

Principalele specii de păsări polenizatoare sunt păsările colibri (fig. 54); doar ocazional se pot întâlni păsări polenizatoare și în cadrul altor grupe (de exemplu, unele specii de *Acacia* din Australia sunt polenizate de o specie de peruși). Păsările colibri prezintă unele adaptări care le permit să realizeze o polenizare eficientă și, în același timp, să se hrănească cu nectar: ele prezintă ciocul foarte lung, limba alungită, ceea ce le ajută să absoarbă nectarul. De aceea, corola florilor polenizate de acestea este tubuloasă, cu țesut mecanic bine dezvoltat, pentru ca floarea să nu fie vătămată în timpul polenizării.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

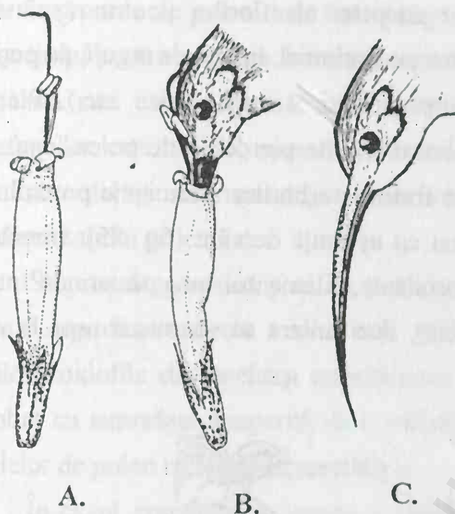


Fig. 54 – Polenizarea unei flori de *Sanchezia nobilis (Acanthaceae)* de către o pasăre colibri: A – floarea cu staminele şi stigmatul ce proemină din tubul corolei, B – polenizarea, C – forma ciocului păsării colibri (d. Strasburger, 1999)

➤ ***Chiropterofilia***

Polenizarea cu ajutorul liliecilor caracterizează un grup restrâns de plante. Liliecii sunt animale nocturne, cu un simţ olfactiv foarte bine dezvoltat, dar cu simţul vizual slab. De aceea florile polenizate de aceştia au un miros puternic, dar nu sunt viu colorate (de regulă au culoarea albă). Baobabul (*Adansonia digitata*) este polenizat de lilieci. Florile lui sunt mari, albe şi atârnă în afara coroanei de frunze, la capătul unui peduncul lung de 50 cm. Deschiderea florilor este nocturnă, deci sincronizată cu zborul animalului polenizator. Liliecii polenizatori prezintă o limbă lungă, asemănătoare cu cea a păsărilor colibri, cu care sug nectarul din tubul corolei.

Vectorii abiotici

Plantele care sunt polenizate cu ajutorul vântului se numesc anemofile, iar cele care se polenizează cu ajutorul apei se numesc hidrofile.

➤ ***Anemofilia***

Polenizarea cu ajutorul vântului reprezintă o modalitate adoptată de un grup

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

relativ extins de specii (aproximativ 10% dintre antofite sunt anemofile) (Linder, 1998). Anemofilia implică existenţa unor adaptări ale florilor pentru răspândirea polenului cu ajutorul vântului. Astfel, acestea au flori mici, lipsite de regulă de periant, de culoare verde, grupate în inflorescenţe (conuri, amenţi, spice etc.). Plantele înfloresc de obicei înainte de a înfrunzi, pentru a evita pierderile de polen (care deja sunt considerabile) prin oprirea acestuia pe frunzele arborilor. Staminele proemină în afara florii, şi astfel polenul poate fi preluat cu uşurinţă de vânt (fig. 55). Uneori (la graminee, plantaginacee) staminele sunt oscilante, filamentul lung se prinde într-un singur punct de anteră (la mijlocul acesteia), deci antera se va mişca uşor la orice adiere de vânt, eliberând astfel polenul.

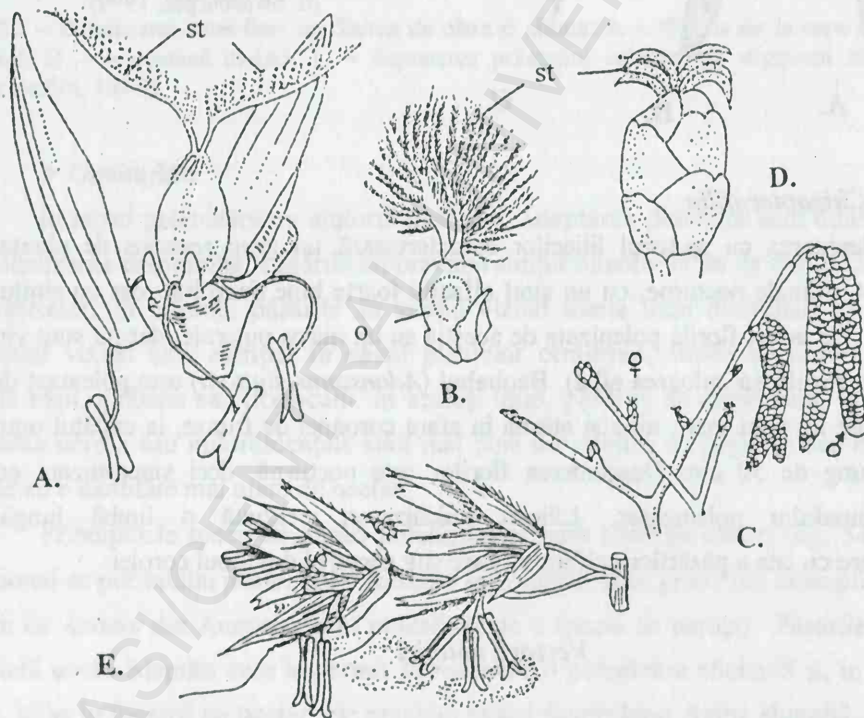


Fig. 55 – Adaptări la polenizarea anemofilă: A – floarea de la graminee (se observă staminele oscilante), B – stigmatul plumos de la floarea de *Poa*, C – inflorescenţe mascule de *Corylus* grupate în amenţi lungi, pendenţi, D – dichaziu femel de *Corylus* cu stigmate plumoase, E – flori de *Arrenatherum elatius* cu anterele ce împrăştie polenul: o – ovar, st – stigmat (d. Rădulescu – Mitroiu)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Granulele de polen produse sunt foarte numeroase (se estimează că dintr-un milion de granule de polen doar una ajunge la destinație – pe stigmatul altei flori). În același timp, pentru a putea fi transportate cu ușurință, granulele de polen sunt mici sau poartă saci cu are care le scad considerabil greutatea specifică (ca la *Pinus*). Suprafața lor este netedă, spre deosebire de polenul plantelor zoidofile ce prezintă exina foarte divers ornamentată, cu spini, cârlige, plăcuțe ș.a., ajutând la prinderea de corpul animalului polenizator.

Stigmatul proemină și el, ca și staminele, din floare, pentru a colecta mai bine polenul; suprafața sa este vizibil mai mare decât cea a stigmatului de la florile speciilor zoidofile din aceleași considerente. Deseori stigmatul este divizat, plumos sau lobat cu suprafața acoperită de o substanță cleioasă, ce permite reținerea tuturor granulelor de polen ce ajung la acest nivel.

În cazul gramineelor, pentru o polenizare mei eficientă, indivizii sunt grupați în pâlcuri sau pernuțe, evitând astfel pierderile mai mari de polen pe care l-ar presupune transportul acestuia pe distanțe lungi.

Avantajele polenizării cu ajutorul vântului constau în faptul că florile nu mai au nevoie de un înveliș floral de tip special, menit să atragă polenizatorii și nici nu trebuie să mai producă nectarul necesar pentru hrănirea acestora. Se economisește astfel o mare cantitate de energie. Pe de altă parte, dezavantajele sunt reprezentate de pierderile foarte mari de polen, care compensează într-un fel „economia" de energie menționată anterior. Totuși, în ansamblu, anemofilia rămâne o modalitate eficientă de polenizare pentru speciile ce trăiesc în zone în care insectele zburătoare sunt absente sau rare și, deci, ineficiente (păduri, mai ales cele situate la altitudini mari, zone subalpine și alpine).

➤ ***Hidrofilia***

Reprezintă polenizarea cu ajutorul apei. Majoritatea speciilor acvatice au flori sau inflorescențe care se ridică la suprafața apei în momentul înfloririi, astfel încât polenizarea se face cu ajutorul vântului sau a insectelor. Puține specii sunt cu adevărat hidrofile, iar acestea prezintă unele adaptări cu totul particulare.

Vallisneria spiralis (sârmuliţa) este o plantă acvatică submersă, dioică, de apă dulce. Florile femele sunt lung pedicelate, cu pedicelul puternic spiralat. Când florile se deschid, pedicelul floral se derulează şi le ridică la suprafaţa apei. Florile mascule sunt grupate într-un spadix de pe care se desprind sub apă. Fiecare floare masculă nedeschisă încă conţine o bulă de aer care o ridică la suprafaţa apei, unde se deschide. Cele două stamine produc puţin polen, mare, glutinos. În timpul flotaţiei, florile mascule se apropie de stigmatele florilor femele unde polenul este transferat prin contact. După fecundare, floarea femelă se închide, pedicelul se înrulează din nou şi o trage sub apă unde se formează fructul.

La *Zostera*, care este o plantă acvatică marină, ce trăieşte în regiuni cu apă de mică adâncime, lângă coastă, staminele eliberează granule de polen filamentoase, care se dispersează în apă. În acest caz fecundaţia este tipic acvatică.

V. 2. AUTOPOLENIZAREA

Plantele autogame (la care polenul din antere ajunge pe stigmatul aceleiaşi flori) sunt rare. Autopolenizarea nu este avantajoasă pentru specie, deoarece reduce drastic variabilitatea genetică în populaţii şi implicit capacitatea de adaptare la mediu a indivizilor acesteia.

Unele plante au flori cleistogame (ce se deschid doar la maturitate, după ce polenizarea şi chiar fecundaţia a fost realizată). În unele cazuri polenul nu este eliberat din anteră, ci începe să germineze încă din aceasta, urmând ca apoi tubul polinic să perforeze peretele anterei şi să îşi urmeze drumul spre ovul (*Viola*) (fig. 56). Totuşi, la speciile de *Viola* numai florile târzii, ultimele formate într-un sezon de vegetaţie sunt cleistogame, la celelalte polenizarea realizându-se cu ajutorul insectelor. Acest fapt asigură viabilitatea speciei. Există însă şi specii strict cleistogame, cum sunt unele onagracee sau poacee, la care florile se deschid numai după ce polenizarea a avut loc.

În alte cazuri autopolenizarea este facultativă şi producerea ei ţine de unele trăsături morfologice ale florii. De exemplu, la turiţa mare (*Agrimonia eupatoria*)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

staminele au filamentul curbat spre interior, astfel încât polenul cade direct pe stigmat când floarea este scuturată. La alte flori (de la unele *Solanaceae, Asteraceae*) staminele sunt unite şi formează un tub prin care trece stilul şi stigmatul. În timpul creşterii stigmatul poate colecta polen din antere. Însă, la aceste specii, polenizarea nu este exclusiv autogamă, allopolenizarea jucând un rol important.

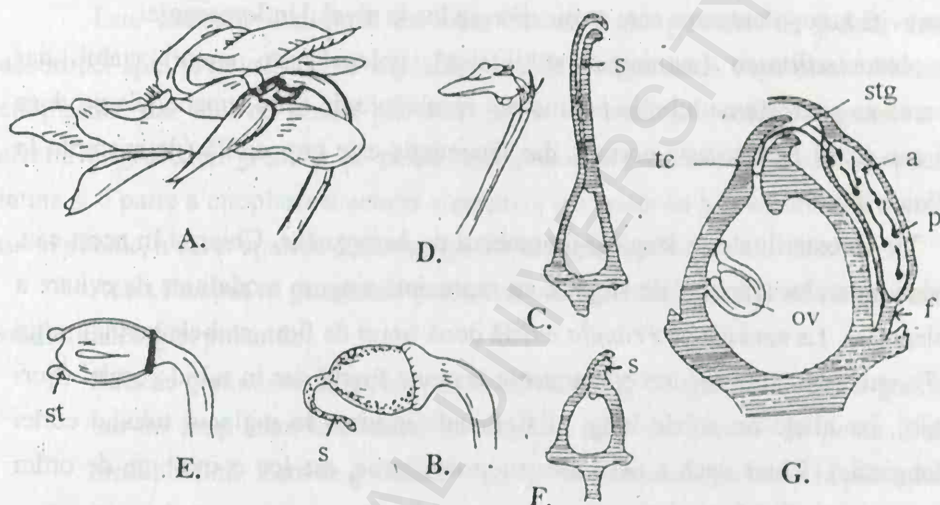


Fig. 56 – *Viola odorata*: floare normală (A), cu ovar şi stil bine dezvoltate, văzute lateral (B) şi în secţiune laterală (C); floare cleistogamă (D) de la aceeaşi plantă, cu ovarul foarte scurt (E) văzut lateral şi în secţiune longitudinală (F); G – secţiune longitudinală prin gineceu şi o stamină a florii cleistogame în momentul polenizării: a – anteră, f – filament, ov – ovul, p – granule de polen germinate în interiorul sacilor polinici, s – stil, st – stamină, stg – stigmat, tc - ţesut conducător (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

Multe specii au dezvoltat veritabile strategii de evitare a autopolenizării, ştiut fiind faptul că majoritatea angiospermelor au flori hermafrodite.

<u>Dichogamia</u> (separarea sexelor în timp) reprezintă lipsa unei sincronizări între maturarea polenului şi cea a gineceului în aceeaşi floare. Există două posibilităţi de a realiza acest lucru:

- protandria: staminele ajung primele la maturitate (*Epilobium*, diferite *Lamiaceae*, *Malva*);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- protoginia: gineceul ajunge primul la maturitate (*Aristolochia, Atropa,* multe aracee).

Uneori dichogamia se întinde la o întreagă inflorescenţă. De exemplu, la *Scabiosa,* capitulele trec mai întâi prin stadiul de mascul (în toate florile staminele sunt cele care se maturizează primele, având o dezvoltare mai rapidă decât gineceul); astfel se evită autopolenizarea care ar putea avea loc la nivelul inflorescenţei.

Autosterilitatea (autoincompatibilitatea): polenul este uneori viabil, dar germinarea sa şi creşterea tubului polinic pot fi inhibate de către substanţele produse de stil; sau tubul polinic este normal, dar fecundaţia este imposibilă (de exemplu la unele *Poaceae*).

De autosterilitate se leagă şi fenomenul de *heterostilie*. Chiar şi în acest caz, depărtarea anterelor staminei de stigmat nu reprezintă singura modalitate de evitare a autopolenizării. La speciile de *Primula* există două tipuri de flori, ambele hermafrodite (fig. 57): unele au stilele scurte şi staminele inserate foarte sus în tubul corolei (flori brevistile), iar altele au stilele lungi şi staminele inserate la mijlocul tubului corlei (flori longistile). Chiar dacă a avut loc autopolenizarea, are loc o inhibiţie de ordin chimic, care împiedică fecundaţia.

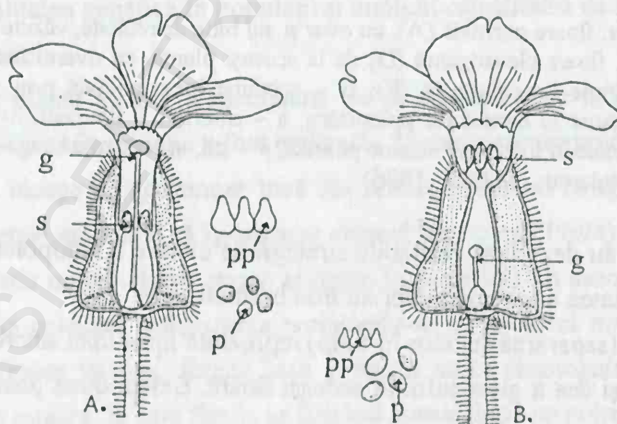


Fig. 57 –*Primula sinensis*: A – floare longisrilă, B – floare brevistilă: g – gineceu, p - polen, pp – papilele stigmatului, s – stamină (d. Strasburger, 1999)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

V. 3. FENOMENE CARE PRECED FECUNDAȚIA

V. 3. 1. Fenomene citologice

A. Germinarea polenului

Este marcată mai întâi de toate de umflarea granulei de polen, datorită absorbției apei prelevată de pe suprafața umedă a stigmatului. Apa absorbită îmbibă citoplasma, dar mai cu seamă pătrunde masiv în vacuolele celulei vegetative. Sub efectul turgescenței granulei de polen, mai precis al presiunii exercitate de vacuole, intina și o parte a citoplasmei celulei vegetative ies printr-un por al exinei și constituie tubul polinic, a cărui apariție definește germinarea polenului.

Acest început al germinării polenului permite stabilirea a două noțiuni utile în studiul fiziologiei polenului.

1. Rata de germinare. Este raportul dintre numărul de granule de polen germinate într-un timp bine determinat și numărul total de granule de polen dintr-un mediu definit. Rata de germinare este cel mai adesea exprimată în procente.
2. Timpul de germinare. Este intervalul de timp ce separă momentul în care granulele de polen sunt puse în contact cu un mediu favorabil și momentul apariției tuburilor polinice. Pentru un mediu de cultură dat, timpul de germinare variază în funcție de specie:

- nul la *Saccharum officinarum* (germinare imediată);
- 5 minute la *Zea mays*;
- 2 ore la *Beta vulgaris*;
- 2 zile la *Garrya eliptica*.

B. Creșterea tubului polinic.

Tubul polinic, la început foarte scurt, se alungește imediat, mai mult sau mai puțin rapid, în funcție de specie. Viteza sa de creștere în condiții naturale este de 1,5-3 mm pe oră; ea atinge 35 mm pe oră la *Taraxacum kok-saghys* (păpădia-cauciuc, cultivată în Canada și în fosta U.R.S.S. pentru latexul său). În culturi *in vitro* creșterea

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

tubului polinic este mult mai înceată, oricare ar fi calitatea mediului de cultură utilizat. În condiții favorabile, este de ordinul a 100-300 µm pe oră, adică cam 10% din viteza măsurată în condiții naturale.

Foarte devreme în cursul alungirii, nucleul vegetativ și celula gametogenă sau cei doi gameți ♂ trec în tubul polinic, nucleul vegetativ fiind situat la extremitatea tubului, celula spermatogenă rămânând ușor în urmă.

La începutul creșterii tubului polinic, rămân în vechiul înveliș al granulei de polen puțină citoplasmă și vacuolele voluminoase dar, foarte repede, citoplasma dispare din ceea ce rămâne din granula de polen și din părțile îmbătrânite ale tubului polinic. Doar partea terminală a tubului în care are loc creșterea conține citoplasmă. De altfel, la numeroase specii de angiosperme se depun periodic în fața citoplasmei dopuri de caloză care izolează complet porțiunea terminală, activă de restul tubului polinic (fig. 58). Creșterea este deci doar a extremității tubului, cea care conține citoplasmă, nucleul vegetativ și celula spermatogenă. Acest aspect este confirmat de faptul că este posibil, în culturile de polen pe medii artificiale, să se izoleze segmentul terminal al tubului polinic și să se obțină pornind de la acesta un nou tub foarte alungit de la care putem preleva din nou partea terminală, să o repicăm și să obținem un nou tub ș. a. m. d.

Creșterea tubului polinic este esențialmente un proces de sinteză a peretelui celular, aici a peretelui tubului: producerea de celuloză, caloză, substanțe pectice. Sinteza de proteine este foarte slabă. Nu are loc sau este foarte slabă creșterea cantității de citoplasmă. Depozitul de substanțe care asigură creșterea tubului are loc în principal la extremitatea acestuia.

Ca în cele mai multe fenomene de creștere, acest depozit rezultă din activitatea dictiozomilor care înmuguresc într-un număr mare de vezicule golgiene, încărcate cu constituenți ai peretelui tubului sau cu precursori ai acestora. Expulzia conținutului acestor vezicule la exteriorul plasmalemei determină alungirea și apoi îngroșarea peretelui tubului în zona sa de creștere.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

C. Traiectul tubului polinic în gineceu (pistil)

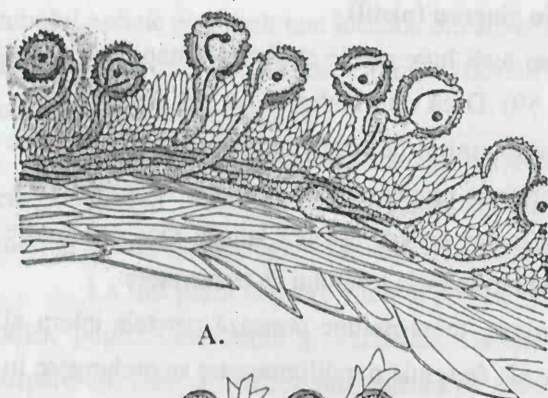
Tubul polinic se insinuează mai întâi între celule epidermice papiliforme ale stigmatului, apoi pătrunde în stil (fig. 59). Dacă este vorba de un stil deschis, tubul polinic urmează canalul stilului, care este tapisat de celule papiliforme acoperite de mucilagii. În cazul unui stil închis, tubul trece printre celulele țesutului de transmitere, iar extremitatea tubului va secreta pectinaze ce vor dizolva lamela mediană dintre celule. În nici un caz tubul nu va pătrunde în celulele țesutului de transmitere.

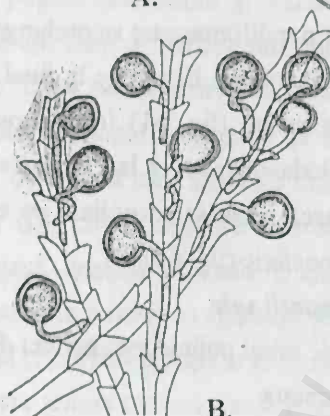
O dată ajuns în cavitatea ovariană, tubul polinic urmează peretele intern al ovarului, urmărind, cel mai adesea, benzile de celule papiliforme care se prelungesc în ovar (fig. 60), fie canalul, fie țesutul de transmitere al stilului. El ajunge în final la un ovul, pe care-l abordează cel mai frecvent prin micropil (fig. 61) (acrogamie sau porogamie) ori, în mod excepțional, prin chalază (chalazogamie, ca la *Casuarina*). În acest din urmă caz, tubul polinic continuă să crească peste sacul polinic pe care îl penetrează numai când ajunge în dreptul aparatului oosferic (fig. 62).

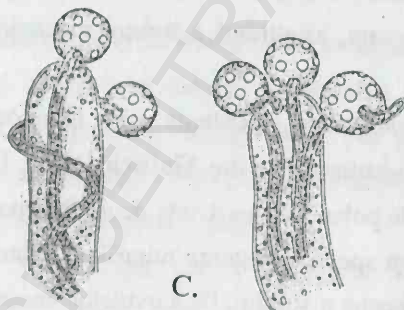
➤ ***Orientarea tubului polinic în timpul creșterii sale***

De la stigmat până la ovul, traiectul urmat de tubul polinic este perfect definit. Doi factori vor interveni în această creștere strict orientată.

1. *Structurile de conducere* sunt reprezentate de țesuturile de transmitere ale stilului, de benzile papiliforme ale ovarului care, asigurând o trecere mecanică facilă a tubului polinic, dirijează creșterea.
2. *Una sau mai multe substanțe chimiotrope.* Existența unui chimiotropism în creșterea tuburilor polinice a fost evidențiată de către **Molisch** (1889, 1893), care a plasat pe un mediu umed granule de polen la circa 1 mm de un fragment de pistil sau ovule izolate aparținând aceleiași specii. Creșterea tuburilor polinice n-a fost la întâmplare, ci s-a realizat fie în direcția pistilului, fie a ovulelor. Înseamnă, deci, că una sau mai multe substanțe chimice elaborate de organele ♀ în mediul respectiv au orientat creșterea tuburilor polinice. Tentativele de extragere a factorilor chimiotropici au fost extrem de numeroase, dar rezultatele au fost







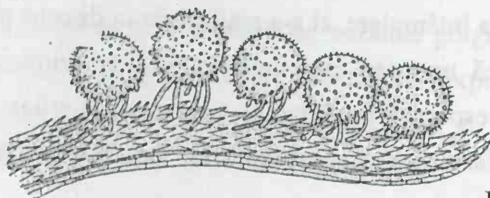


Fig. 59 – Germinarea granulelor de polen între papilele stigmatului: A – *Taraxacum kok-saghyz*, B – *Triticum vulgare*, C – *Beta vulgaris*, D – *Lavatera turingiaca* (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

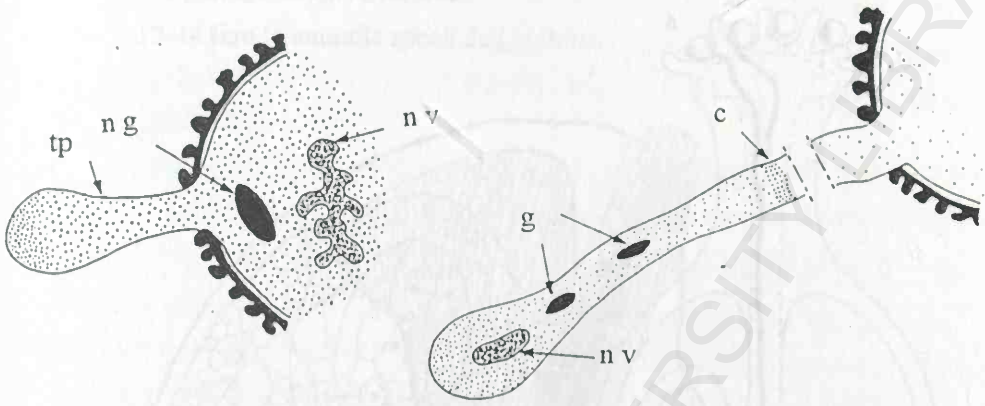


Fig. 58 – Două stadii ale germinării unei granule de polen binucleate: c – caloză, g – gameți, n – nucleu (g – generativ, v – vegetativ), tp – tub polinic (d. Gorenflot, 1989)

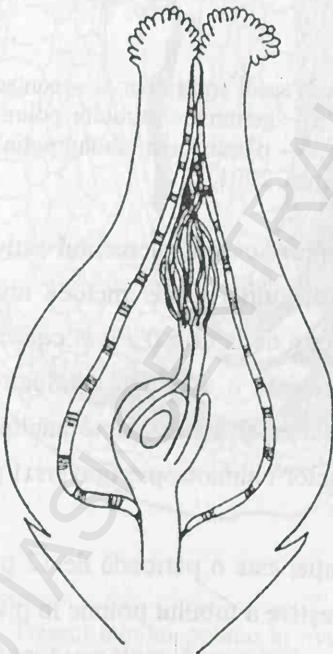


Fig. 60 – *Leucosyke* (*Urticaceae*) – filamente emise de integumentul intern al ovulului obturează canalul stilar servind, în același timp, drept ghid pentru tuburile polinice (d. Gorenflot, 1989)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

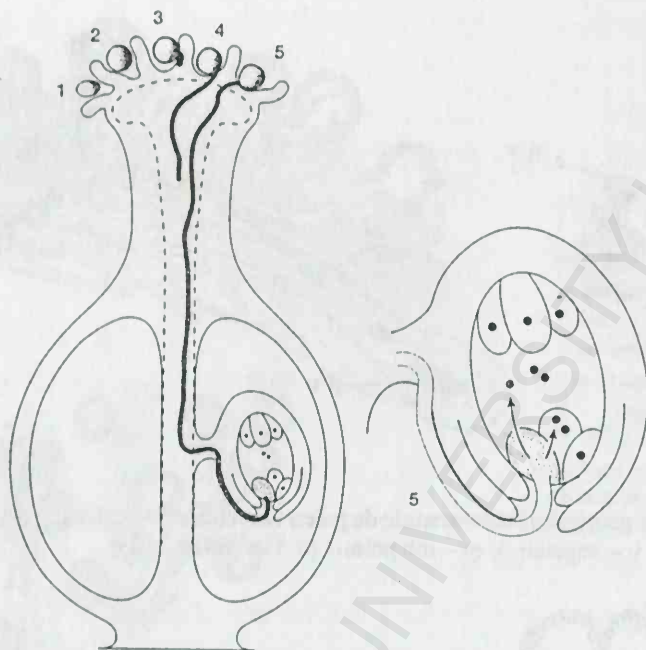


Fig. 61 – Traseul tubului polinic prin ovar şi pătrunderea în sacul embrionar: 1 – contactul cu suprafaţa stigmatului, 2 – hidratarea granulei de polen, 3 – germinarea tubului polinic, 4 – creşterea tubului polinic în ţesutul de transmisie al stilului, 5 – pătrunderea tubului polinic prin micropil şi eliberarea gameţilor în sacul embrionar (d. Kleiman, 2001)

adesea discordante, contradictorii; astfel, la *Antirrhinum majus*, elementul activ ar fi ionul de calciu, care relevă o acţiune chimiotropică, indiferent de metoda utilizată. Dimpotrivă, calciul este total inactiv în cazul polenului de la crin (*Lilium candidum*). La genul *Oenothera*, extractele din pistile, care prezintă o activitate chimiotropică, sunt constituite din substanţe organice de tipul leucinei şi a metiltriptofanului. Este motivul pentru care se consideră că nu există un factor chimiotropic universal pentru toate speciile de angiosperme.

Între momentul polenizării şi cel al fecundaţiei este o perioadă de 12 până la 24 de ore în general, ceea ce reprezintă durata de creştere a tubului polinic în pistil. La anumite specii, această durată poate fi mai scurtă sau, dimpotrivă, mult mai lungă:

- 15-45 minute la *Taraxacum kok - saghys*;

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- 3-4 luni la *Corylus avellana*;
- 12-14 luni la anumite specii de *Quercus*.

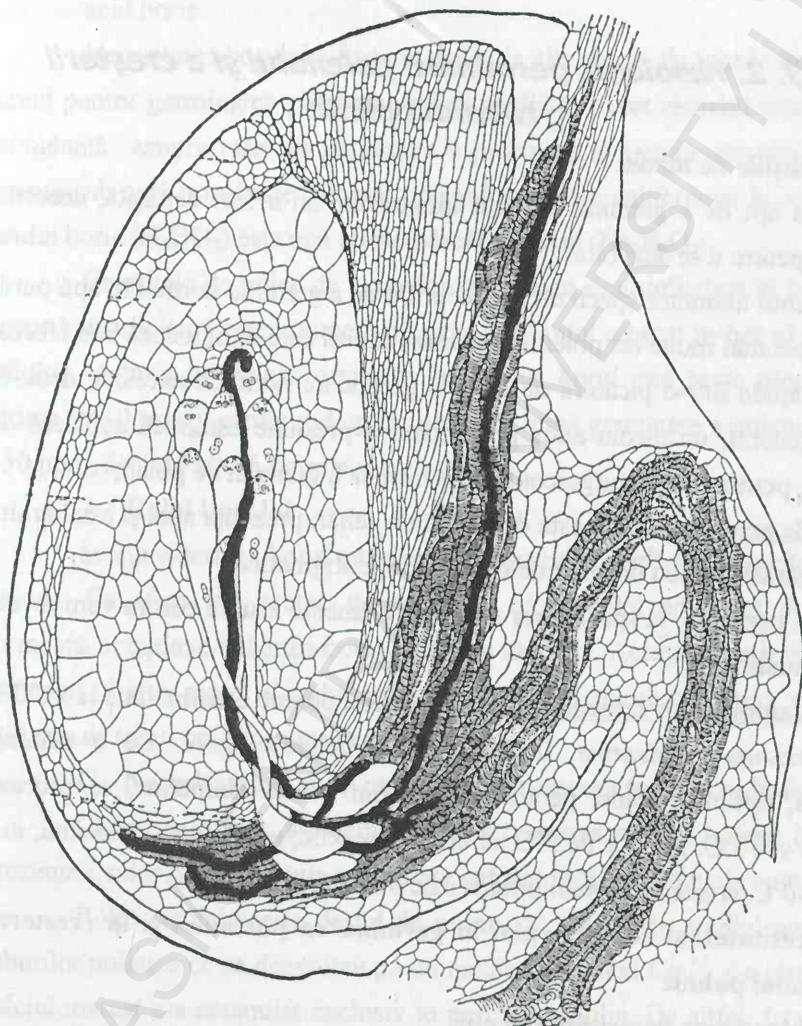


Fig. 62 – Traseul tubului polinic în ovulul de la *Casuarina equisetifolia* (se observă tubul polinic – în negru – printre vasele de lemn al țesutului conducător al ovulului) (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Pentru ultimele două exemple, intervalul mare de timp care separă polenizarea de fecundaţie se datorează unei opriri momentane a creşterii tubului polinic şi nu unei viteze scăzute de creştere (un fenomen asemănător a fost observat şi la *Pinus*).

V. 3. 2. Fiziologia germinării polenului şi a creşterii tubului polinic

A. Condiţiile de mediu

Un polen apt de a germina, a cărui longevitate nu a fost depăşită, necesită anumite condiţii pentru a se dezvolta:

- apă: polenul anumitor specii este susceptibil de a germina normal în apă pură, dar de cele mai multe ori polenul formează tuburi care explodează sub efectul intrării rapide într-o picătură de apă.; o germinare normală necesită, deci, la modul general, un mediu apos prezentând o presiune osmotică suficient de crescută, pentru a evita turgescenţa prea brutală a granulei de polen;
- o sursă de energie: aceasta este de regulă un zahăr; prezenţa apei şi a zahărului este asigurată în mod obişnuit de orice secreţie stigmatică;
- elemente minerale: în special bor şi calciu, elemente asupra cărora vom reveni în continuare;
- o temperatură relativ crescută: creşterea tubului polinic este maximă la 21°C la *Lycopersicum esculentum*, la 23°C la *Hordeum vulgare*. De o manieră generală, optimul termic, pentru speciile din zonele temperate, se situează între 20 şi 30°C. Mai jos de 5°C nu are loc, practic, germinarea polenului; mai sus de 30°C, creşterea tubului polinic este blocată.

B. Necesitatea şi rolul borului în germinarea polenului şi în creşterea tubului polinic

1. Evidenţierea necesităţii borului

Se datorează lui **Schmucker** (1932, 1935), care a studiat germinarea *in vitro* a polenului de la specii tropicale de *Nymphaea*. Acest autor a demonstrat că:

- la un plus de glucoză, germinarea polenului la aceste specii necesită prezenţa

extractelor stigmatice în mediul de cultură;
- extractele stigmatice sunt foarte bogate în acid boric;
- germinarea polenului este posibilă şi dacă înlocuim extractele stigmatice cu acid boric.

Necesitatea borului a fost extinsă şi la alte specii, de fapt la toate cele ale căror nevoi pentru germinarea polenului a fost studiată. Acest element exercită acţiunea sa stimulantă asupra ratei de germinare a polenului şi asupra creşterii tubului polinic. Forma sub care borul este furnizat polenului nu este indiferentă: la concentraţii egale, acidul boric (H_3BO_3) este mai eficace decât boraxul ($Na_2B_4O_7$).

Granulele de polen de la numeroase specii sunt deficitare în bor, dar în natură această insuficienţă este compensată prin conţinutul crescut în bor al stigmatului şi al stilului. În timp ce pentru organele vegetative borul este toxic plecând de la doze infime (5-10 ppm), conţinutul optim pentru o bună germinare a polenului este de 100-150 ppm, deci de 10-15 ori mai mare.

2. Rolul borului

Se consideră că borul intervine în absorbţia rapidă a zaharurilor de către tubul polinic. Ca efect, s-a arătat, de exemplu, că în stilul polenizat de la *Petunia* se formează complexe zaharuri-boraţi puternic ionizate. Aceste complexe vor permite un transport foarte rapid al zaharurilor în interiorul tubului polinic, ce vor fi masiv utilizate de tubul polinic pentru creştere.

C. Necesitatea şi rolul calciului în creşterea tubului polinic

Ca şi pentru bor, s-a demonstrat că creşterea tubului polinic *in vitro* necesită prezenţa ionilor de calciu, într-o cantitate substanţială în mediul de cultură.

Rolul calciului este destul de puţin cunoscut. Prin studiul autoradiografic al tuburilor polinice ce se dezvoltau pe un mediu conţinând Ca^{45}, s-a putut observa cum calciul marcat s-a acumulat exclusiv în peretele tubului. De altfel, fixarea sa este atât de slabă încât poate fi uşor extras şi trecut în soluţia mediului printr-o simplă scădere a pH-ului. Este la fel de adevărat că acest calciu intervine în formarea compuşilor pectici abundenţi din peretele tubului polinic.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

"Efectul populațional" și rolul calciului

Numim "efect populațional" sau "efect al stimulării mutuale" faptul că, *in vitro* o populație mică de granule de polen germinează mai puțin bine decât o populație mai densă. Acest efect se datorează unui factor hidrosolubil conținut în granula de polen; se presupune că acest factor ar putea fi calciul.

Calciul difuzează rapid dacă polenul se află într-un mediu apos. În situația în care avem o populație mică, concentrația calciului este mică și difuzia acestuia în mediu este scăzută; vorbim atunci de un deficit în calciu. La o populație mare (densă), concentrația din mediu a calciului este mare și nu apar semne ale deficitului.

V. 3. 3. Fenomene de incompatibilitate între polen și pistil

Incompatibilitatea între polen și pistil se manifestă prin imposibilitatea de a germina pe stigmat; sau, dacă germinează, printr-o creștere lentă, inhibată, a tubului polinic în stil, unde în final va degenera. Orice fecundație este astfel imposibilă.

Incompatibilitatea se poate prezenta între polenul și pistilul aparținând la specii sau varietăți diferite (incompatibilitate interspecifică și intervarietală). Ea este foarte frecventă în interiorul aceleiași specii, unde polenul format de un individ sau de o clonă este incompatibil cu un pistil aparținând aceluiași individ sau aceleiași clone. Ca rezultat, incompatibilitatea se manifestă între elementele reproducătoare ale aceluiași genotip. Vorbim astfel de autoincompatibilitate sau de autosterilitate; aceasta este, ca și dioicia, singurul mijloc eficace care impune fecundația încrucișată.

În ciuda numeroaselor studii, mecanismul fiziologic al autoincompatibilității nu este pe deplin înțeles și multe dintre explicații sunt încă speculative.

Interpretarea cea mai general admisă este teoria "imunității", propusă de East în 1929, teorie ce sugerează o reacție de tip antigen-anticorp între polen pe de o parte și stigmat pe de altă parte. În cazul unei autopolenizări sau a unui aport de polen amestecat, se vor produce în stil substanțe inhibitoare pentru polenul provenind de la același genotip ca și stilul; dar aceste substanțe vor fi fără acțiune asupra polenului de

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

la aceeaşi specie, dar provenind de la un genotip diferit (reacţie de inhibare specifică).

➤ *Controlul genetic al fenomenelor de autoincompatibilitate*

Două mecanisme, fundamental diferite, ale controlului genetic al autoincompatibilităţii sunt cunoscute la angiosperme.

În ambele mecanisme, constituţia fiziologică a stilului diploid este determinată de propriul genotip; însă, dimpotrivă, constituţia fiziologică a polenului poate fi determinată fie prin propriul genotip haploid (fie prin starea sa fiziologică) şi, în sfârşit, prin genotipul diploid al ţesuturilor anterei unde s-a format. Putem astfel separa două tipuri de control genetic: *controlul gametofitic* şi *controlul sporofitic* al autoincompatibilităţii.

Plantele prezentând un control gametofitic au întotdeauna flori homomorfe, adică asemănătoare. Dimpotrivă, cele la care există un control sporofitic au cel mai adesea (dar nu totdeauna) flori heteromorfe, de două feluri, diferite unele de altele prin lungimea stilelor (flori heterostile).

A. Controlul gametofitic al autoincompatibilităţii

Mecanismele moleculare ale autoincompatibilităţii gametofitice: modelul citotoxic

La unele specii de solanacee (*Nicotiana tabacum, Petunia hybrida*) s-au izolat aşa numitele proteine S. Acestea sunt de fapt glicoproteine ce prezintă o secvenţă de aminoacizi apropiată de ribonucleazele fungice şi sunt capabile să degradeze ARN-ul ribozomal.

Studii recente au arătat că ribonucleazele S sunt responsabile de autoincompatibilitatea gametofitică (**Newbigin** et. al, 1993). De exemplu, la o plantă de tutun granulele de polen ce poartă genele S1 sau S2 sunt respinse de pistilul ce poartă ambele gene S1S2. Fecundaţia va avea loc numai între ovulele ce conţin una din genele S1 – S3 şi gameţii dintr-o granulă de polen ce conţine o altă genă din acelaşi grup (fig. 62 bis). Care este însă mecanismul prin care se realizează respingerea

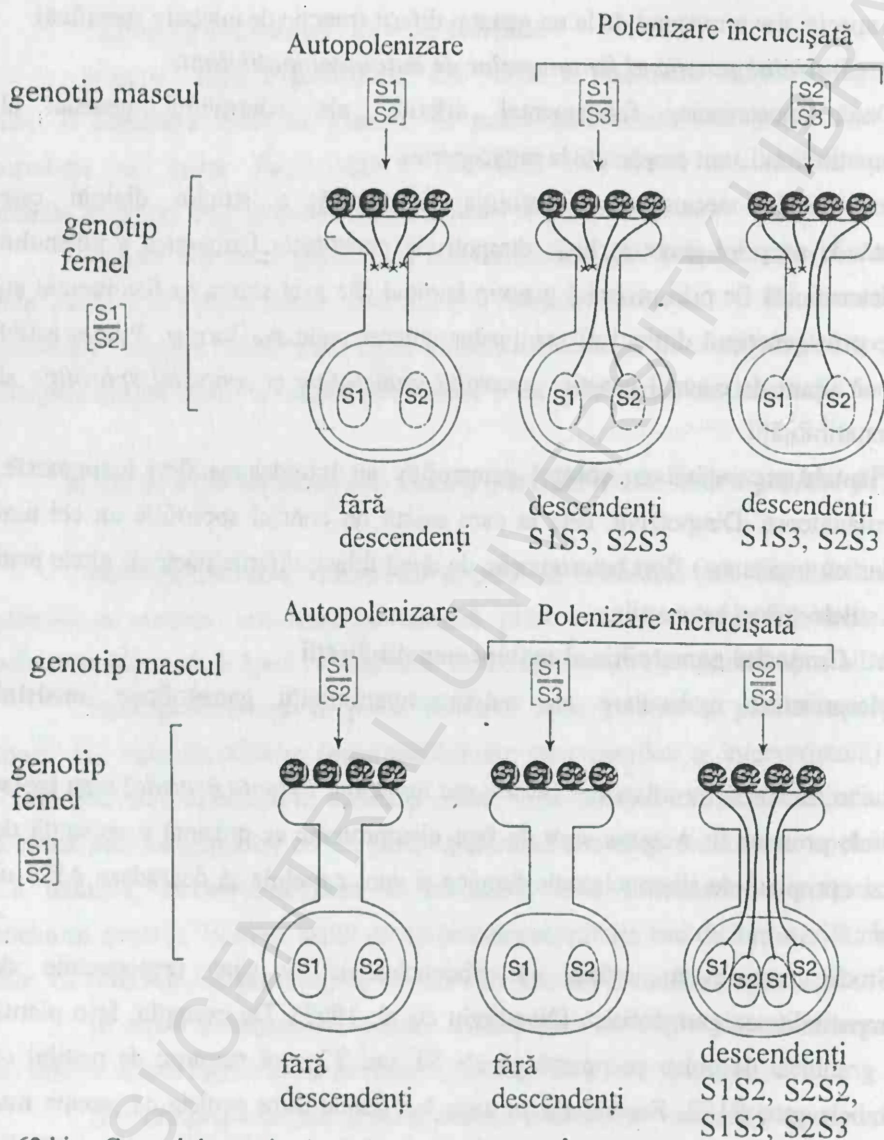


Fig. 62 bis - Controlul genetic al autoincompatibilităţii: În toate cazurile gameţii femeli poartă fie gena S1, fie gena S2, iar cei masculi S1, S2 sau S3. A – sistemul gametofitic de la *Nicotiana*: granulele de polen cu genele S1 şi S2 sunt respinse de pistilul S1S2, B – sistemul sporofitic la *Brassica*: în acest caz S1, S2 şi S1., S3 sunt codominante, iar S3 este dominant asupra lui S2. Granulele de polen S1S2 şi S1 S3 sunt respinse de gineceul S1S2; granulele de polen S3 sunt acceptate de pistilul S1S2 (d. Kleiman, 2001)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

granulelor de polen de o manieră specifică? Ribonucleazele S sunt localizate într-un mucilagiu situat în țesutul de transmitere stilar și care vine în contact cu tubul polinic. Studiile *in vitro* au demonstrat că ribonucleazele S sunt capabile să traverseze pereții tubului polinic și să ajungă în citoplasma granulei de polen. *In vitro,* aceste ribonucleaze, o dată ajunse într-o granulă de polen incompatibilă, se comportă ca citotoxine și stopează creșterea tubului polinic. În același timp degradează ARN-ul ribozomal la toate granulele de polen ce conțin în genotip gena S.

La rosacee și scrofulariacee s-au descoperit aceleași proteine S ca și la solanacee; mecanismul de autoincompatibilitate este asemănător cu cel descris anterior.

Caracteristici celulare ale autoincompatibilității gametofitice

Granulele de polen (atât cele compatibile cât și cele incompatibile) aderă la stigmatul gineceului. Aceste granule germinează, produc tuburi polinice care prezintă, pentru început, o creștere asemănătoare și un grad normal de îngroșare a pereților. Când ajung în țesutul de transmitere din stil, pe pereții tuburilor polinice provenite de la granule incompatibile se depune un strat gros de caloză. Aceste depozite împiedică accesul tubului polinic la rezervele nutritive stilare, determinând, în final, oprirea creșterii.

B. Autoincompatibilitatea sporofitică

Mecanismul de acțiune al autoincompatibilității sporofitice este mai complicat decât în cazul autocompatibilității gametofitice deoarece, în acest caz, locusul S conține mai multe gene. La *Brassica,* în acest locus se găsesc:

- gena SLG ce codifică o glicoproteină secretată în pereții celulari ai papilelor stigmatice;
- gena SRK ce codifică o proteinkinază situată în membrana papilelor stigmatice;
- gena SRC ce codifică o proteină de talie mică, ce se exprimă specific în antere.

Dintre aceste gene, SRK joacă un rol major în autoincompatibilitate. Dacă

BCU IAȘI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

această genă suferă o mutaţie, ce duce la absenţa proteinei SRK sau la apariţia unei proteine SRK nefuncţionale, atunci planta devine autocompatibilă.

Caracteristicile celulare ale autoincompatibilităţii sporofitice

În cazul sistemelor cu autoincompatibilitate sporofitică, granulele de polen nu germinează sau dau naştere la tuburi polinice scurte şi deformate, ce nu reuşesc să penetreze decât peretele papilelor stigmatice.

De asemenea, granulele de polen incompatibile nu sunt capabile să se hidrateze corespunzător.

Aceste sisteme de incompatibilitate nu duc doar la excluderea polenului propriu, ci şi a altor tipuri de polen, identice sau asemănătoare genetic cu gineceul (în ceea ce priveşte genele din locusul S). Această respingere reprezintă o şansă suplimentară de a mări gradul de heterozigoţie al descendenţei.

V. 3. 4. Ghidarea tubului polinic până la sacul embrionar

Mecanismele ce permit creşterea ghidată a tubului polinic prin stigmat, stil, ovar până la ovul şi sacul embrionar sunt complexe. În prezent se consideră că cele două tipuri de ghidare – mecanică şi chimică - a tubului polinic nu se exclud, ci se completează.

➤ *Ghidarea mecanică*

Este importantă mai ales la speciile la care există un canal stilar cu ţesut de transmitere. Experimente recente atribuie un rol activ acestui ţesut în ghidarea tubului polinic. La unele specii de *Hemerocalis, Raphanus* au fost plasate pe stigmat bile de latex cu acelaşi diametru ca şi tubul polinic. Acestea au fost transportate prin stil şi ovar până la ovul, în apropierea micropilului, cu aceeaşi viteză cu care creşte tubul polinic.

La aceleaşi specii, experimentele cu anticorpi inhibitori ai vitronectinei au demonstrat existenţa în ţesutul de transmitere a unei molecule de acest tip. Vitronectina este o glicoproteină secretată în matricea extracelulară şi care

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

reacţionează cu citoscheletul intracelular prin intermediul unui receptor transmembranar numit integrină. Această interacţiune între vitronectină şi integrină este implicată în migraţiile celulare ce au loc în cursul embriogenezei animale. Celulele cu afinitate crescută pentru vitronectină au mobilitate redusă, iar cele cu afinitate scăzută pentru această glicoproteină au mobilitate mai mare. Acest model poate fi aplicat şi în cazul creşterii tubului polinic. Partea terminală a tubului corespunde cu celulele mobile din cadrul modelului animal, iar cea bazală cu celulele fixe.

➤ *Ghidarea chimică (chimiotactismul)*

Primele experimente de punere în evidenţă a rolului chimiotropismului în creşterea tuburilor polinice au fost efectuate în 1889. Acesta se poate testa *in vitro*: granulele de polen sunt puse la germinat în prezenţa unor fragmente diferite de gineceu; procentajul de tuburi polinice ce cresc spre un asemenea fragment poate indica concentraţia substanţelor chmiotrope ce difuzează dintr-o regiune specifică.

Numeroase substanţe joacă un rol de atragere a tuburilor polinice *in vitro* în special calciul, glucoza şi unii aminoacizi. Se presupune că aceste substanţe formează un gradient de concentraţie ce creşte de la stigmat spre micropilul ovulului, însă fenomenul nu a putut fi demonstrat *in vivo*. În schimb s-a demonstrat că există un gradient de glicozilare a proteinelor TTS în ţesutul de transfuzie la tutun. Aceste proteine au un grad de glicozilare mult mai mare în zona ovarului decât în cea a stigmatului. În plus, proteinele TTS atrag tuburile polinice şi le stimulează creşterea.

La mutanţi de *Arabidopsis* care produc ovare şi ovule anormale s-a constatat o creştere anarhică a granulelor de polen spre ovar şi ovul, iar tuburile polinice care au ajuns la ovul nu au fost capabile să treacă prin micropil. De aici rezultă că ovulele au un rol activ în atragerea granulelor de polen. Obţinerea de plante mutante la care ovarul şi ovulele erau normale, dar sacul embrionar era anormal, au permis stabilirea faptului că un rol activ în atragerea tuburilor polinice îl joacă celulele gametofitului femel.

Există numeroase substanţe, încă necunoscute, care au un rol important în

atragerea chimiotactică a granulelor de polen. Dintre acestea, calciul poate juca un rol important. La unele specii (*Nicotiana tabacum, Hordeum vulgare*), calciul se găseşte în cantităţi crescute în sinergide. Înainte de ajungerea tubului polinic la micropil, cantitatea de calciu creşte în el şi scade în sinergide. Este posibil ca tubul polinic în creştere să fie responsabil de unele modificări biochimice din sacul embrionar care, la rândul său, emite semnale de atragere a acestuia spre gametul femel.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VI. FECUNDAŢIA

Reprezintă fenomenul prin care doi gameţi de sex diferit se unesc şi rezultă zigotul (oul).

Când cei doi gameţi provin de la acelaşi individ procesul se numeşte autofecundaţie (autogamie), iar când provin de la doi indivizi diferiţi, fecundaţie încrucişată sau alogamie. Autogamia este legată de autofecundaţie (în special la plantele cu flori cleistogame), iar fecundaţia încrucişată, de alopolenizare.

VI. 1. FECUNDAŢIA SIMPLĂ

Se întâlneşte la grupele de plante mai puţin evoluate (briofite, pteridofite, gimnosperme). Are loc în mediul acvatic la plantele mai puţin evoluate şi în mediul aerian la gimnosperme.

La briofite şi pteridofite, pentru deplasarea anterozoizilor un rol deosebit îl are chimiotactismul pozitiv exercitat de substanţele ce difuzează din mucilagiul gâturilor arhegoniale. Ajuns în contact cu oosfera, spermatozoidul pătrunde în gametul femel lipsit de perete scheletic şi nucleii lor se contopesc. Devenită celulă ou, oosfera fecundată se înconjoară de un perete celulozic şi, fără vreo etapă de repaus, zigotul astfel format îşi continuă dezvoltarea.

La gimnosperme, din celula spermatogenă a granulei de polen se diferenţiază doi gameţi masculi neflagelaţi (imobili), care sunt transportaţi de tubul polinic (fig. 63, 64). Acesta, după ce a traversat nucela, duce gameţii masculi până la gâtul arhegonului. Ajuns în arhegon, vârful tubului polinic se gelifică, gameţii sunt eliberaţi şi unul din ei (de regulă cel mai mare dacă dimensiunile sunt inegale) se contopeşte cu nucleul oosferei, ducând la formarea zigotului. Avem de a face, aşadar, cu o *sifonogamie simplă*. Cel de al doilea gamet mascul, nucleul vegetativ şi celula soclu degenerează rapid, neluând parte la fecundaţie. Există însă şi excepţii, când cel de al

BOU ASICENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

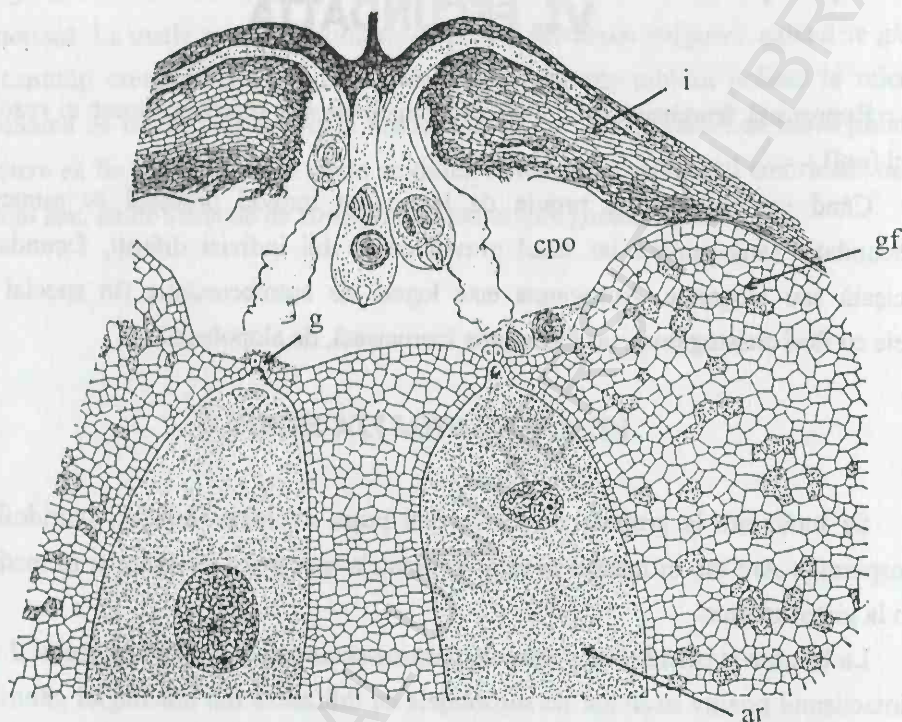


Fig. 63 – Fecundația simplă la *Dioon edule* – regiunea superioară a nuceleu ovulului: ar – arhegon, cpo – cameră polinică, g – gâtul arhegonului, gf – gametofit femel, i – integument (d. Strasburger, 1999)

doilea gamet poate fecunda oosfera din al doilea arhegon sau (ca la *Abies balsamea*) se poate uni cu nucleul celulei ventrale, fiind astfel la originea unui țesut nucelar foarte puțin dezvoltat, inclus în sporofitul tânăr. Acest proces ar preconiza, după unii autori, dubla fecundație de la angiosperme (Rădulescu – Mitroiu, 1976).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

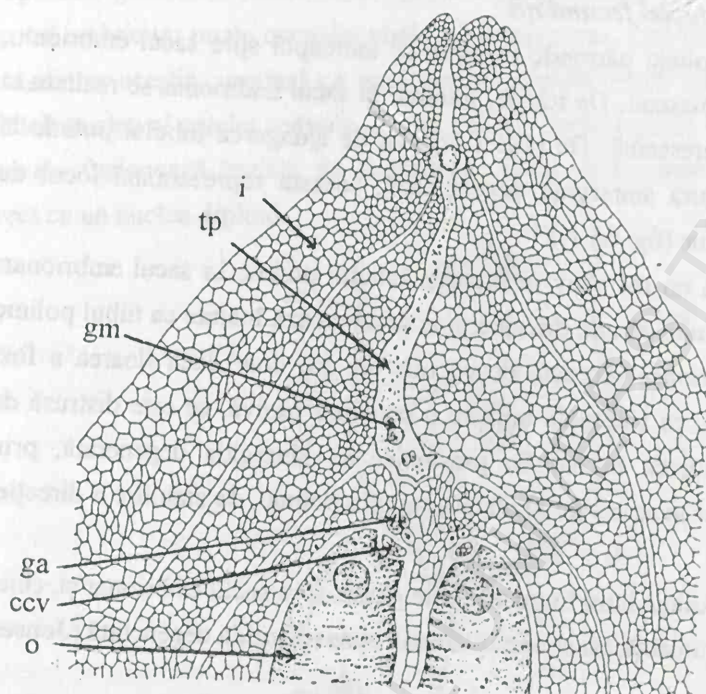


Fig. 64 – Fecundația la *Pinus sylvestris*: ccv – celula canalară ventrală, ga – gâtul arhegonului, gm – gameți masculi, i – integument, o – oosferă, tp – tub polinic (d. Strasburger, 1999)

VI. 2. FECUNDAȚIA DUBLĂ

A fost descoperită de Navașin (1898) și apoi de Guinard (1899) la două specii de liliacee (*Fritillaria tenella* și *Lilium martagon*). Se cunoaște în prezent faptul că dubla fecundație (în cursul căreia cei doi gameți masculi care sunt transportați prin tubul polinic fuzionează cu două celule din sacul embrionar – oosfera și celula centrală) caracterizează toate angiospermele. Oosfera fecundată formează zigotul principal, care se va dezvolta în embrion. Celula centrală diploidă devine triploidă în urma fecundației și formează zigotul accesoriu, din care se va dezvolta endospermul secundar (albumenul) cu rol în nutriția embrionului.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

➤ *Mecanismele dublei fecundații*

După ce tubul polinic pătrunde în ovul, se îndreaptă spre sacul embrionar, unde va elibera gameții masculi. De regulă, intrarea în sacul embrionar se realizează printr-o sinergidă degenerescentă. De obicei, înainte de ajungerea tubului polinic la sacul embrionar, o singură sinrergidă degenerează, aceasta reprezentând locul de pătrundere a tubului polinic (fig. 65 A).

Sinergidele joacă un rol activ în intrarea tubului polinic în sacul embrionar; aceasta se datorează faptului că una din sinergide degenerează înainte ca tubul polinic să ajungă în sacul embrionar. Această degenerare are loc doar dacă floarea a fost polenizată. Rezultă, deci, că sinergida nu este o structură pasivă, ce este distrusă de tubul polinic la pătrunderea în ea. Se presupune că sinergida degenerată, prin conținutul ei vacuolar, ar avea rol de ghidare a tubului polinic, de stabilire a direcției de creștere al acestuia.

După ce tubul polinic intră în nucelă, este ghidat spre sacul embrionar și, chiar dacă ajunge la sinergida intactă, își continuă drumul spre sinergida degenerată (**Jensen** și **Fischer**, 1968).

O dată pătruns în sinergidă, diametrul tubului polinic se reduce la jumătate și creșterea încetează; vârful tubului polinic se lizează datorită unor variații bruște ale presiunii osmotice și își eliberează conținutul (fig. 65 B). Nucleul vegetativ al granulei de polen, nucleul și membrana sinergidei degenerează: cei doi gameți masculi lipsiți de perete se îndreaptă spre cele două celule ce urmează a fi fecundate (oosfera și nucleul secundar), care sunt, la rândul lor, parțial lipsite de perete. Migrarea celor doi gameți masculi este strict controlată. Ajungerea tubului polinic la sacul embrionar provoacă o reorganizare importantă a citoscheletului din sinergida receptoare, din oosferă și celula centrală. La nivelul situsurilor posibile de fuziune apar coroane de filamente actinice, despre care se crede că ar juca un rol în migrarea gameților masculi spre locul de fuziune.

Fuziunea gameților este încă puțin cunoscută (fig. 65 C). Plasmalemele gameților masculi și femeli fuzionează, nucleul gamtului mascul pătrunde în

citoplasma gametului femel, unde fuzionează cu nucleul acestuia. Celula centrală a sacului embrionar poate avea doi nuclei și, în acest caz, gametul mascul fuzionează cu unul dintre aceștia, urmând ca apoi nucleul diploid astfel rezultat să fuzioneze cu celălalt nucleu al celulei centrale. În alte cazuri (*Arabidopsis*), cei doi nuclei ai celulei centrale fuzionează înainte de fecundație, astfel încât gametul mascul fuzionează direct cu un nucleu diploid.

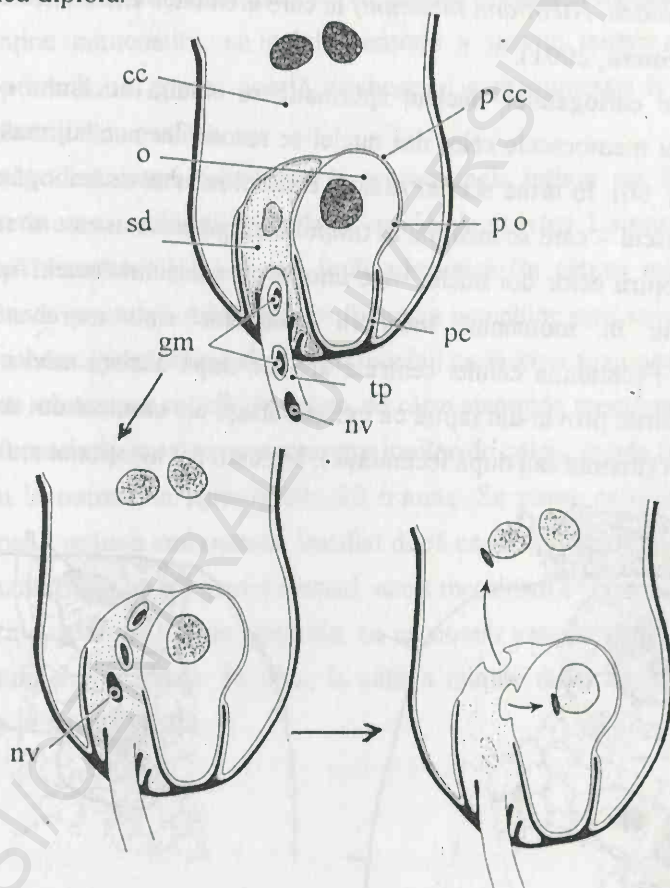


Fig. 65 – Dubla fecundație (reprezentarea schematică a sacului embrionar văzut din profil): cc – celulă centrală, gm – gameți masculi, nv – nucleul vegetativ din tubul polinic, o – oosferă, p – plasmalemă (cc – a celulei centrale, o – a oosferei), pc – perete celular, sd – sinergidă degenerescentă, tp – tub polinic (d. Kleiman, 2001)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

La unele specii (*Gossypium,Lilium*), în apropierea gameţilor femeli fecundaţi s-au observat corpi citoplasmatici enucleaţi, ceea ce indică faptul că citoplasma gameţilor masculi nu participă la fecundaţie. La cele mai multe angiosperme, ereditatea extranucleară (reprezentată de moleculele de ADN plastidial şi mitocondrial) este în totalitate de origine maternă. Totuşi, se cunosc unele specii (*Plumbago zeylanica, Nicotiana tabacum*) la care ereditatea extranucleară are origine bipaternală (Kleiman, 2001).

În cursul cariogamiei, nucleul spermatic se alătură nucleului oosferei şi se aplatizează, apoi membranele celor doi nuclei se resorb, iar nucleul mascul migrează în cel femel (fig. 66). În urma acestei fuziuni nucleul rezultat se îmbogăţeşte în ADN, iar nucleolul mascul – care se menţine în timpul cariogamiei sau care se reconstituie în momentul contopirii celor doi nuclei – se uneşte cu nucleolul femel. Aceasta are loc fie imediat, fie în momentul începerii mitozelor care marchează începutul embriogenezei. Fecundaţia celulei centrale are loc după acelaşi mod ca şi în cazul oosferei; deosebirile provin din faptul că există variaţii ale momentului contopirii celor doi nuclei polari (înainte sau după fecundaţie), aşa cum am menţionat anterior.

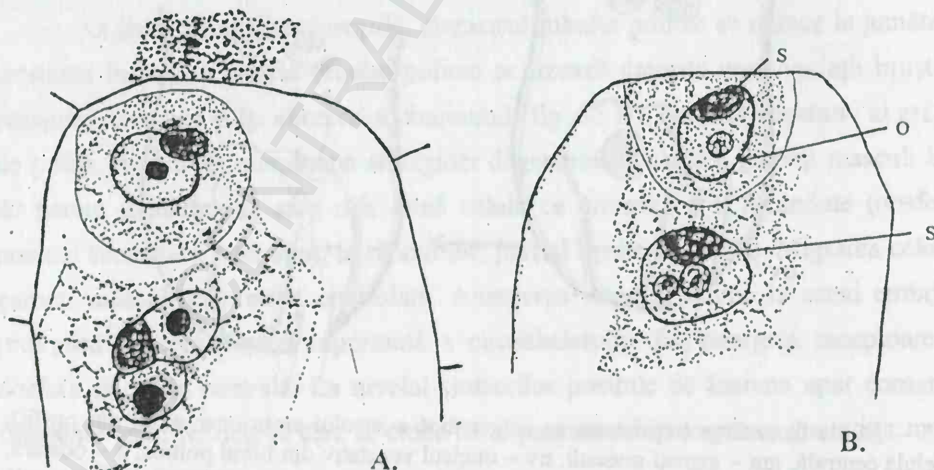


Fig. 66 – Dubla fecundaţie la *Korthalsella dacrydii* (A) şi formarea zigotului (B) – imediat după fecundaţie oosfera (o) este înconjurată de membrană, iar cei doi nuclei spermatici (s) sunt încă vizibili (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Dubla fecundaţie ridică însă o întrebare fundamentală: există o fuziune preferenţială între oosferă şi un gamet mascul sau aceasta este aleatorie? La unele specii a putut fi descrisă o specificitate a unui gamet mascul pentru oosferă, dar acest fapt nu poate fi generalizat la toate angiospermele. Astfel, la *Plumbago zeylanica*, cei doi gameţi masculi sunt diferiţi, în sensul că unul din ei conţine mitocondrii, iar celălalt plastide. În 94% din cazuri gametul ce conţine plastide fuzionează cu oosfera ,iar cel ce conţine mitocondrii, cu celula centrală a sacului embrionar. La unele genotipuri de porumb, un gamet poartă cromozomi supranumerari B; acest gamet fuzionează preferenţial cu oosfera.

Numeroase informaţii referitoare la mecanismele intime ale fecundaţiei au putut fi obţinute în urma realizării fecundaţiei artificiale *in vitro*. La porumb, între cei doi gameţi puşi în contact are loc mai întâi adeziunea (în câteva minute) şi apoi fuziunea (în câteva secunde). Adeziunea şi fuziunea gameţilor sunt strict dependente de prezenţa în mediu a ionilor de calciu. Este posibil ca *in vivo* fuziunea gameţilor să fie declanşată de eliminarea rapidă de calciu de către sinergida receptoare. La câteva secunde după fecundaţia *in vitro,* concentraţia ionilor de calciu creşte brusc în zigot, pentru a reveni la normal în aproximativ 30 minute. Se poate considera că acesta reprezintă semnalul iniţierii embrionare. Imediat după ce fecundaţia a avut loc, nu mai este posibilă fuziunea cu un alt gamet mascul; acest mecanism evită polispermia, care ar duce la apariţia unor organisme aberante, cu un număr variabil de cromozomi sau chiar de garnituri cromozomale. În plus, la câteva minute după fecundaţie, zigotul prezintă deja un perete celulozic.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VII. EMBRIOGENEZA

După fecundaţie, în cursul ontogenezei, zigotul suferă diviziuni repetate, modificându-se ca structură şi funcţii.

Citodiferenţierea se realizează prin activarea sau inactivarea materialului genetic, astfel încât în celulele specializate funcţionează numai una sau câteva gene, restul fiind inactivate. Citodiferenţierea reprezintă, în esenţă, o transcripţie diferenţiată a informaţiei genetice, care are drept consecinţă o sinteză proteică diferenţiată.

Fenomenul prin care un grup de celule controlează diferenţierea altui grup de celule reprezintă inducţia embrionară. În embrionul pe cale de dezvoltare se realizează astfel un control reciproc între celule, grupe de celule, ţesuturi şi organe, ceea ce determină citodiferenţierea.

Aşadar, citodiferenţierea este, în esenţă, un fenomen de reglaj genetic la nivel celular, prin care are loc stimularea activităţii unor gene şi represia altora.

Se ştie că transcripţia şi translaţia informaţiei genetice poate fi stimulată în diferite ţesuturi cu ajutorul fitohormonilor, fără a se cunoaşte însă prea bine mecanismul lor de acţiune.

Prezenţa embrionului este caracteristică cormofitelor. Totuşi, unii autori consideră embrion şi primele stadii de diviziune ale zigotului la briofite, până la diferenţierea sporogonului.

VII. 1. EMBRIOGENEZA LA PTERIDOFITE

După fecundaţia oosferei, zigotul creşte şi se înconjoară de un perete celulozic, care aderă intim de peretele arhegonului. Iniţial zigotul are formă sferică (fig. 67 A), însă ulterior acesta se alungeşte în sens longitudinal. Nucleul, de talie mare, ocupă o poziţie centrală; citoplasma este vacuolizată; vacuolele sunt mai numeroase în partea posterioară a zigotului, însă o polaritate certă nu poate fi observată decât în stadiile următoare de dezvoltare. Prima diviziune este orientată

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

perpendicular pe axa lungă a zigotului şi separă o celulă anterioară (epibazală) şi una posterioară (hipobazală) (fig. 67 B). Ambele celule au formă hemisferică, însă celula posterioară este deseori mai mare şi mai vacuolizată. Această inegalitate, observabilă încă din acest stadiu, se va accentua ulterior prin creşterea rapidă a celulei hipobazale.

De regulă, la pteridofite, prima diviziune a zigotului este transversală. Doar la *Osmundales* şi *Leptosporangiatae* este oblică sau longitudinală.

După prima diviziune transversală a zigotului de la *Lycopodiales*, *Selaginellales* şi unele *Marattiales*, celula izolată spre vârful arhegonului nu va mai participa la embriogeneza propriu-zisă; divizându-se mai mult sau mai puţin, ea va sta la originea suspensorului.

Dimpotrivă, celula profundă, bazală, este embriogenă. În cursul primelor diviziuni ea formează o celulă sau un etaj celular situat lângă suspensor, în poziţie hipobazală şi o celulă sau un etaj celular la polul opus suspensorului, în poziţie epibazală. Fiecare din aceste teritorii astfel delimitate îşi are soarta sa în cursul embriogenezei.

Suspensorul se găseşte mai ales la grupele vechi, putând fi considerat un organ vestigial, care ar reaminti de originea îndepărtată a pteridofitelor plecând de la alge. Totuşi, el este absent la unele specii dintre *Psilotales*, iar în grupele în care există prezenţa lui nu este constantă de la un gen la altul sau de la o specie la alta, ceea ce ar confirma caracterul arhaic al acestui aparat.

Al doilea perete de diviziune apare simultan în cele două celule şi este perpendicular pe primul (fig. 67 C). Rezultă astfel o grupare de patru celule (quadrant). O a treia diviziune transversală duce la formarea unui octant (fig. 67 D - F). De regulă, există o inegalitate între celulele octantului, în sensul că celulele din partea hipobazală sunt mai mici, iar peretele median are o poziţie oblică.

Orientarea acestor trei pereţi de diviziune rămâne constantă chiar dacă factorii externi (lumina, mediul lichid) se schimbă. Experimental se poate obţine inversarea polarităţii celor două celule rezultate în urma primei diviziuni în cazul embrionilor crescuţi pe protale submerse. Datorită acestui fapt se presupune că factorul principal

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ce determină orientarea primului perete de diviziune este presiunea țesuturilor gametofitului (Vladesco, 1934).

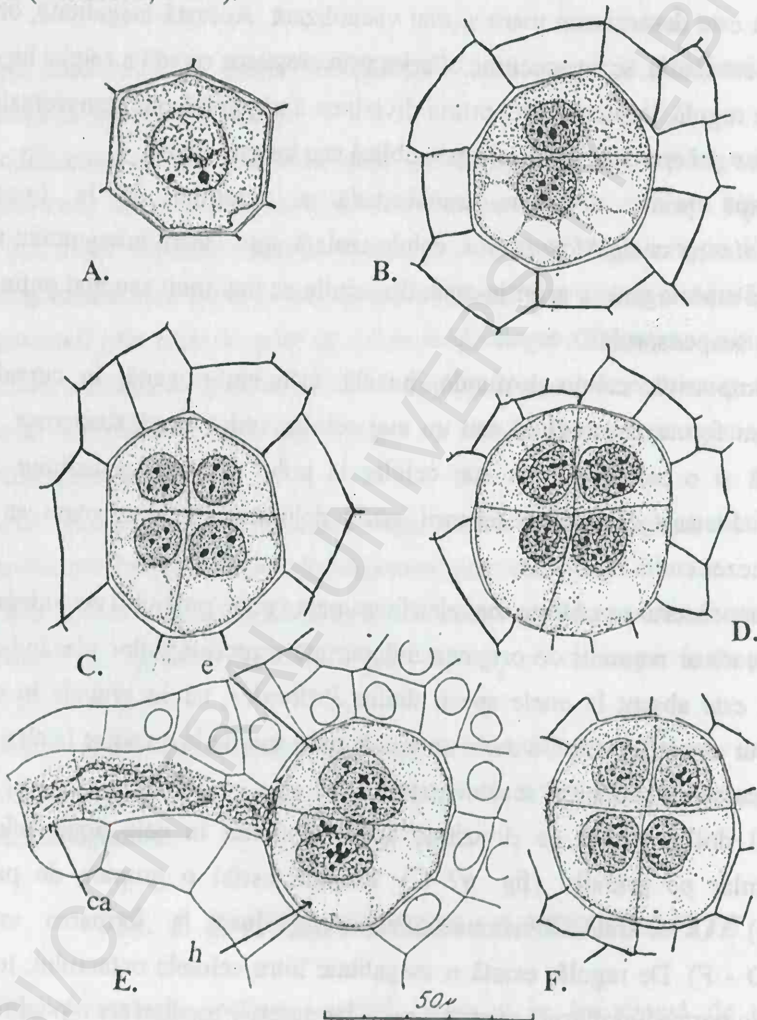


Fig. 67 – Primele stadii ale dezvoltării embrionare la ferigi (*Gymnogramme sulphurea*): A – zigot, B – prima diviziune a zigotului printr-un perete transversal, C – a doua diviziune a zigotului printr-un perete longitudinal (stadiul de cvadrant), D – F – diviziuni succesive (stadiul de octant): ca – col arhegonial, e – celulă epibazală, h – celulă hipobazală (d. Vladesco, 1934)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Într-un stadiu mai avansat, în urma diviziunilor celulare, embrionul apare format din 16, 32, 64 celule (fig. 68). Embrionul apare format din două etaje: unul bazal ce constituie discul şi unul superior ce formează calota.

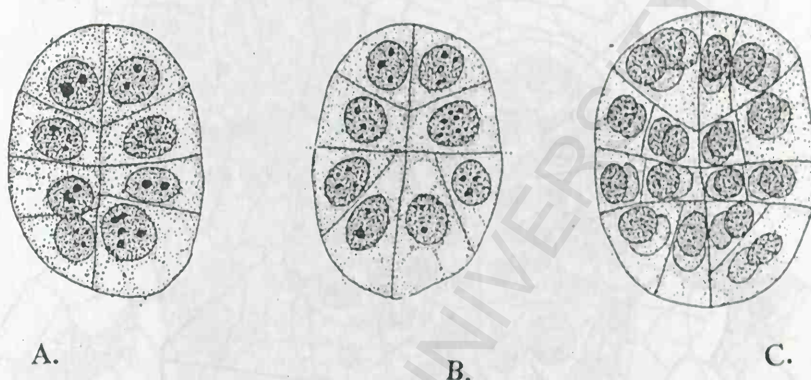


Fig. 68 – Embrioni de *Gymnogramme sulphurea* formaţi din 16 celule (A, B) şi din 32 celule (C): A – octantul inferior, B – octantul superior (secţiuni perpendiculare pe axa lungă a arhegonului) (d. Vladesco, 1934)

Originea organelor (fig. 69 - 72). Axa şi prima frunză (frondă) derivă totdeauna din partea epibazală (fig. 69). Prima rădăcină, când există (la *Psilotales* şi la *Salvinia* lipseşte) este de origine epibazală (la *Lycopodiales, Isoetes*) sau hipobazală (la *Equisetum,* ferigi leptosporangiate). Rădăcina principală moare de timpuriu şi este înlocuită de rădăcini adventive, ce se formează de pe rizom. Cât priveşte rizomul, el este totdeauna de origine hipobazală.

Raporturile embrionului cu gametofitul. În general, embrionul, apoi tânăra plantulă, cel puţin un timp sunt fixate de protal prin picior, care asigură nutriţia lor în detrimentul gametofitului. În acest caz „parazitismul" este doar pasager, căci planta foliată, după ce a epuizat gametofitul, duce o viaţă autonomă.

Durata relaţiilor între cele două generaţii este variabilă de la un grup la altul.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

De exemplu, la *Lycopodiaceae,* al căror protal este un micotal peren, embriogeneza este lentă. Dimpotrivă, la filicinele leptosporangiate , embriogeneza este mai rapidă.

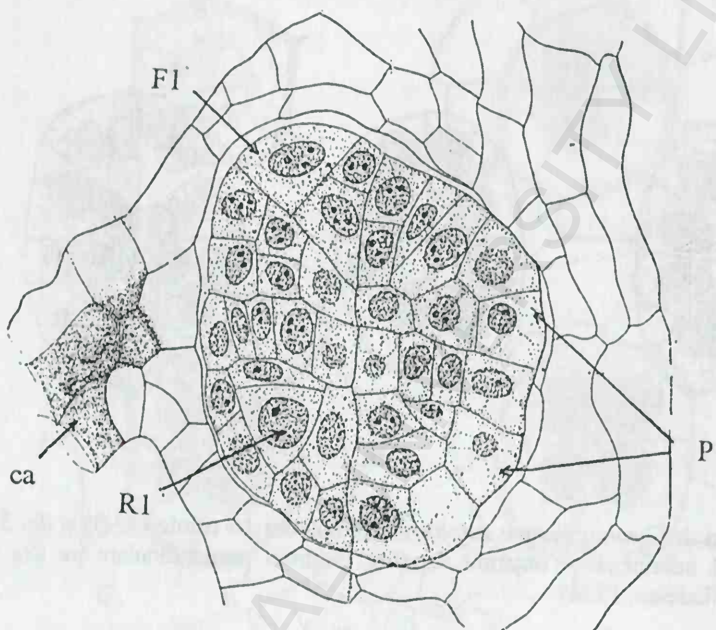


Fig. 69 – Secțiune longitudinală prin embrionul de la *Gymnogramme sulphurea* aflat în arhegon; se distinge originea principalelor organe: ca – colul arhegonial, F1 – primordiul primei frunze, P – picior, R1 – inițiala rădăcinii principale (d. Vladesco, 1934)

Începând cu prima frunză funcțională, protalul nu mai joacă un rol important în nutriția tinerei plantule și moare.

Oricare ar fi durata raporturilor dintre gametofit și tânărul sporofit, nu se observă niciodată o perioadă de oprire în dezvoltarea embrionului. Embriogeneza începe imediat după fecundație și se continuă până la formarea sporofitului.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



Fig. 70 – Secțiune longitudinală prin embrionul de la *Gymnogramme sulphurea* în stadiul ce precede ieșirea acestuia din anvelopa arhegonială: F1 – primordiul primei frunze, R1 – inițiala rădăcinii primare, P – picior (d. Vladesco, 1934)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



Fig. 71 - Secţiune longitudinală prin embrionul de la *Gymnogramme sulphurea* în stadiul în care prima frunză iese din anvelopa arhegonială şi la începutul diferenţierii ţesuturilor embriomnare: F1 – primordiul primei frunze, R1 – iniţiala rădăcinii primare, P – picior (d. Vladesco, 1934)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY



Fig. 72 – Secţiune longitudinală prin sporofitul tânăr de *Scolopendrium vulgare*: se observă formarea primordiilor celei de a doua şi a treia rădăcini: F2, F3 – primordiile foliare ale frunzelor a doua şi a treia, R2, R3 – primordii radiculare (d. Vladesco, 1934)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VII. 2. EMBRIOGENEZA LA GIMNOSPERME

În majoritatea cazurilor, în urma diviziunii zigotului rezultă un număr mare de nuclei, care rămân un timp în masa citoplasmatică fără ca citocineza să aibă loc. Ulterior, între aceşti nuclei apar pereţi celulozici, constituindu-se astfel o masă celulară. Astfel, la gimnosperme, primele diviziuni nu sunt orientate, iar de polaritatea embrionului se poate vorbi doar o dată cu apariţia pereţilor de diviziune.

La prespermafite (Cycas, Gynkgo)

La *Ginkgo* (fig. 73), iniţial iau naştere în urma diviziunilor repetate 128 de nuclei ce sunt liberi în citoplasmă, constituind stadiul de *proembrion*. Abia în urma diviziunii celor 128 de nuclei încep să apară pereţi celulari între cei 256 de nuclei fii. Celulele astfel formate sunt poliedrice, asemănătoare între ele, umplând întreaga cavitate arhegonială. Ulterior, celulele proembrionare din vecinătatea gâtului cresc în direcţia axei de simetrie a cavităţii arhegoniale, iar ansamblul lor constituie un „pseudosuspensor". La polul opus, în urma unor proliferări succesive se edifică cele două organe cu apexuri meristematice: *gemula*, cu meristemul caulinar, flancată de două cotiledoane şi *radicula* cu

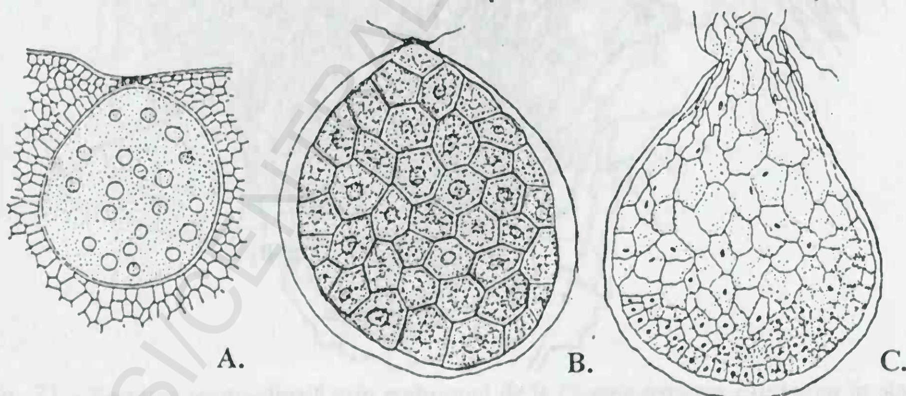


Fig. 73 – Embriogeneza la *Ginkgo biloba*: A – zigotul în stadiu de nuclei liberi, B – proembrion compartimentat, C – stadiu mai avansat de dezvoltare în care se observă diferenţierea proembrionului într-o parte bazală formată din celule mici (regiunea embriogenă) şi o parte apicală formată din celule mari, alungite, care funcţionează ca suspensor (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

meristem radicular. Embrionul ajuns în acest stadiu are aproximativ 1 cm lungime şi prezintă două cotiledoane bine dezvoltate, cu stomate pe faţa superioară. Poliembrionia la *Ginkgo* se observă numai ocazional, datorită fecundării oosferelor din ambele arhegoane, ceea ce duce la formarea a doi embrioni, dintre care, de obicei, se maturează unul singur.

La *Cycas* (fig. 74), dezvoltarea proembrionară în stare cenocitică se continuă mai mult timp, mergând până la formarea a 1204 nuclei liberi. Totuşi, aceştia, în loc să fie uniform repartizaţi (ca la *Ginkgo*), sunt grupaţi în zona profundă, opusă gâtului, a cavităţii arhegoniale. Doar nucleii din această regiune vor fi izolaţi în celule, restul protoplasmei necelularizate degenerând ulterior. Prin proliferarea şi alungirea celulelor din vecinătatea gâtului se formează un suspensor de 4 cm lungime. Embrionul propriu-zis este voluminos, ca şi la *Ginkgo* şi prevăzut, de regulă, cu 2 cotiledoane (1 la *Ceratozamia* şi 3 la *Encephalartos*).

La conifere (Pinus) (fig. 74)

Prima fază a dezvoltării embrionare este nucleară, prin diviziuni repetate ale nucleului zigotului formându-se 4 nuclei ai proembrionului cenocitic. Aceşti 4 nuclei migrează la polul inferior al zigotului, în zona cea mai îndepărtată de gâtul arhegonului. După încă o diviziune, între cei 8 nuclei rezultaţi apar pereţi despărţitori, rezultând un proembrion celular, format din 2 apoi 4 straturi (etaje) de câte 4 celule suprapuse repartizate de sus în jos astfel:

- un etaj de celule deschise spre citoplasma oosferei care va degenera; aceste celule sunt separate numai prin pereţi longitudinali şi vor degenera şi ele la rândul lor;
- etajul rozetei, format din celule mici, bogate în citoplasmă, ce rămân complet în zigot chiar dacă straturile subiacente sunt deplasate în endospermul primar;
- etajul suspensorului primar, format din celule care cresc mult în lungime şi deplasează astfel etajul următor adânc în endospermul primar;
- etajul apical al celulelor embrionare.

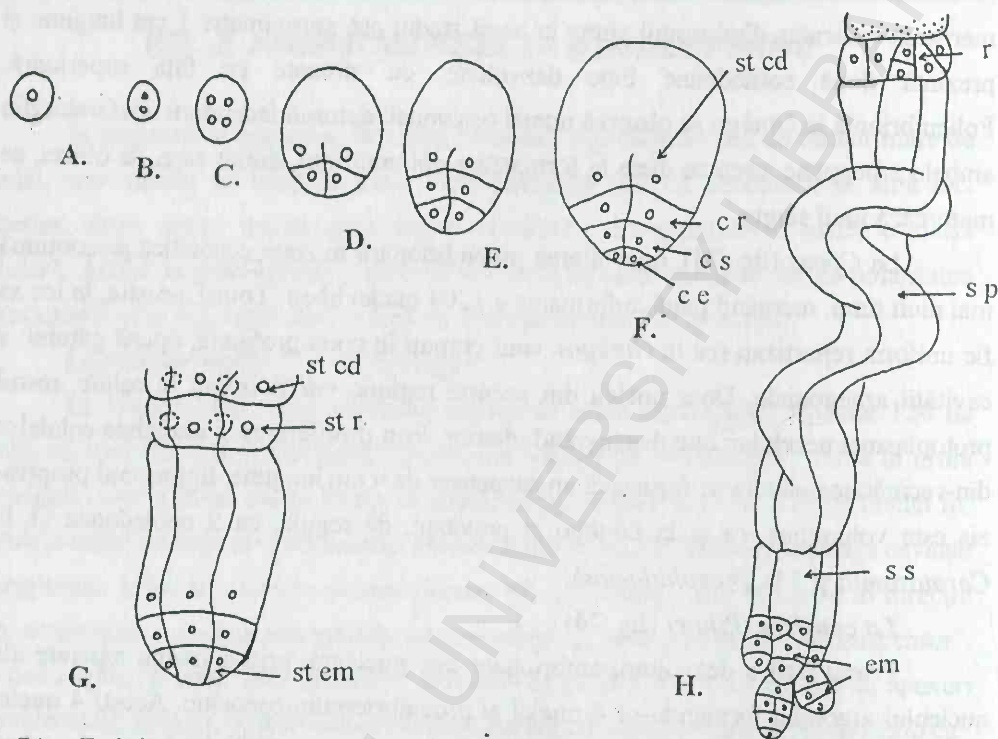


Fig. 74 – Embriogeneza la *Pinus*: A – zigot, B – prima diviziune a nucleului zigotului, C – stadiul cu partu nuclei liberi, D – prin diviziune şi formarea imediată a pereţilor de diviziune rezultă două straturi de celule, dintre care cel superior este deschis la partea superioară, E – stratul superior s-a divizat în două straturi, F – stratul inferior s-a divizat în două straturi, G - formarea suspensorului primar, H – formarea suspensorului secundar şi a 4 embrioni: c – celule (e – embrionară, r – în rozetă, s – suspensorală), em – embrioni, r – rozetă, s – suspensor (p – primar, s – secundar), st – strat (cd – de celule deschise, em – de celule embrionare, r – rozetă) (d. Rădulescu –Mitroiu, 1976)

Ulterior, celulele suspensorului se alungesc şi mai mult, iar celulele embrionare se divid, astfel încât rezultă 4 suspensori secundari (tuburi embrionare) şi 4 celule embriogene, cu caracter meristematic. Se formează astfel 4 embrioni (poliembrionie prin clivaj), dintre care 3 degenerează. Cel care rămâne creşte şi se diferenţiază în radiculă, tigelă – axă hipocotilă, gemulă şi cotiledoane (până la 18).

La *Pinus* vorbim de o embrionie monozigotică, plecând de la o singură oosferă fecundată. La *Picea, Abies, Larix, Taxus*, poliembrionia este polizigotică

deoarece sunt fecundate oosferele mai multor arhegoane (rezultă deci un embrion în fiecare arhegon). Însă, şi în aceste cazuri, doar un embrion se dezvoltă normal, seminţele fiind monoembrionate.

În dezvoltarea ulterioară de la conifere se observă că suspensorul dispare, iar embrionul se diferenţiază în organele componente.

La *Ephedra* situaţia este diferită faţă de cele descrise anterior. După fecundaţie se formează un număr mare de nuclei liberi, însă după apariţia pereţilor celulari iau naştere celule independente, fără legătură unele cu altele.

La *Ephedra trifurca* se formează 8 nuclei liberi, mai mult sau mai puţin asemănători ca mărime. Dintre aceştia, 3 –5 nuclei mai mari se înconjoară de perete şi dau naştere la celule ce vor genera embrioni (fig. 75). Dispoziţia nucleilor liberi este diferită, însă, în general, dau naştere la embrioni numai nucleii de la polul inferior al zigotului (**Rădulescu – Mitroiu,** 1976).

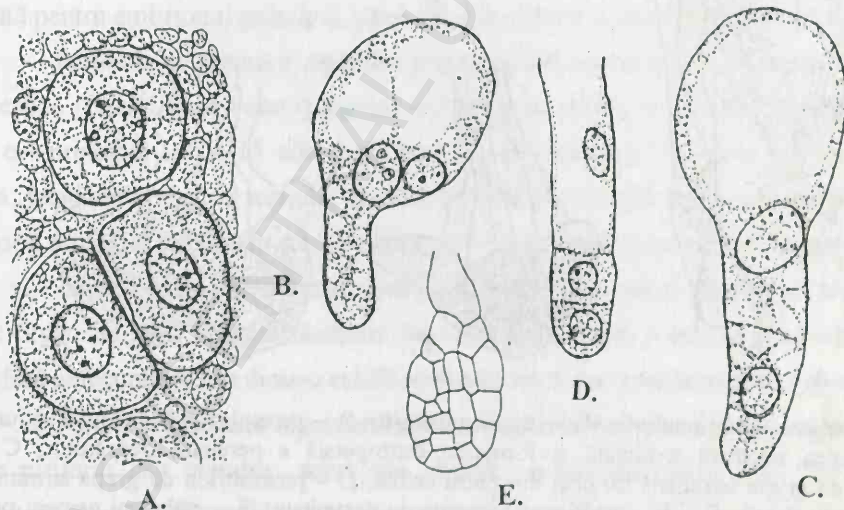


Fig. 75 – Embriogeneza la *Ephedra trifurca*: A – trei celule proembrionare funcţionale, B – proembrionul cu tubul suspensorial şi cei doi nuclei ce pătrund în tub, C – iniţiala embrionului este separată de suspensor, D – iniţiala embrionului se divide, E – stadiu mai avansat de dezvoltare a embrionului în care este deja vizibil dermatogenul (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Într-un stadiu mai avansat de dezvoltare se observă că nucleul care funcţionează ca celulă embrionară se divide în doi nuclei fii. Dintre aceştia, unul creşte mai mult şi va da naştere embrionului, iar celălalt degenerează. Celula mai mare formează o papilă care se dezvoltă într-un tub (acesta va fi suspensorul). Ulterior, în urma unor diviziuni, ia naştere un corp celular mic – proembrionul – ataşat de un suspensor pluricelular, iar apoi se formează embrionul propriu-zis.

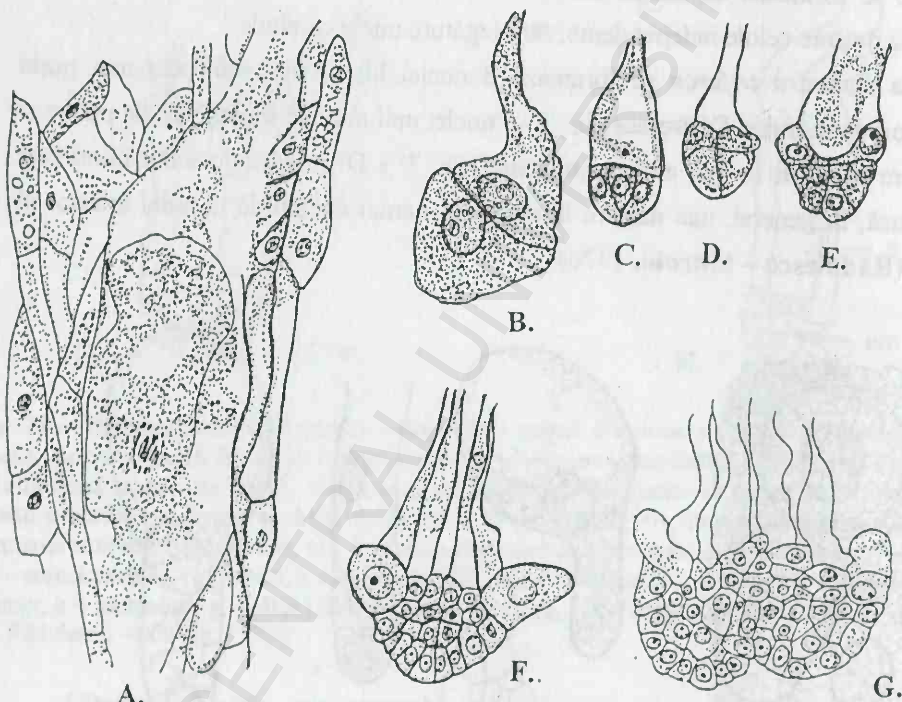


Fig. 76 – Formarea embrionului la *Welwitschia mirabilis:* A – proembrion în prima diviziune, B – diviziunea nucleară terminală şi formarea centripetală a peretelui despărţitor, C – proembrion cu grupa terminală formată din patru celule, D – proembrion cu grupa terminală formată din opt celule, E – F – stadii mai avansate de dezvoltare, G – embrioni gemeni prin bifurcarea primordiului embrionar (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

La *Welwitschia* (fig. 76), zigotul se divide şi formează proembrionul fără stadiul de nuclei liberi, ceea ce reprezintă un caracter de superioritate. La început

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

oosfera fecundată se alungeşte, iar nucleul se divide mitotic. Într-un stadiu mai avansat de dezvoltare, prin apariţia unui perete transversal se formează două celule: cea superioară este celula suspensorului primar, care nu se mai divide ci doar creşte în lungime; celula mai mică, inferioară, are citoplasmă mai densă şi reprezintă celula iniţială a embrionului. Ea se divide succesiv, atât transversal cât şi longitudinal dând naştere la un corp proembrionar cu aparat suspensorial.

VII. 3. EMBRIOGENEZA LA ANGIOSPERME

După fecundaţie, zigotul primar rămâne în stare latentă sau de maturare un timp mai îndelungat decât zigotul accesoriu. Aceasta se explică prin activitatea fiziologică mai intensă a nucleului secundar, apoi a zigotului accesoriu cu garnitură triplă de cromozomi. Totodată, această succesiune este normală, deoarece din activitatea zigotului accesoriu va lua naştere albumenul, care va servi drept sursă de hrană pentru embrionul principal, până când acesta va fi capabil de nutriţie autotrofă.

Perioada de repaus a zigotului principal este variabilă. De exemplu, la arborele de cacao (*Theobroma cacao*) zigotul accesoriu se divide la 4-5 zile după fecundaţie, iar cel principal la 14-15 zile după aceasta. La brânduşă (*Colchicum autumnale*), însă, fecundaţia are loc toamna, zigotul accesoriu se divide imediat după aceasta, iar zigotul principal rămâne în stare de latenţă 4-5 luni, până în primăvara următoare.

Zigotul, care are o zestre ereditară dublă (maternă şi paternă), va genera un nou organism, mai adaptat mediului de viaţă decât dacă acesta ar fi rezultat dintr-o oosferă nefecundată sau dintr-o celulă somatică oarecare (prin înmulţire vegetativă).

Forma şi mărimea zigotului sunt variabile. În general, zigotul angiospermelor este piriform sau cilindric, scurt sau alungit; acesta din urmă este frecvent când haustorii albuminali se află în partea superioară a sacului embrionar (ca la *Tubiflorae*).

Zigotul este în mod obişnuit drept, cu simetrie axial-longitudinală, rareori curbat.

În perioada imediat următoare fecundaţiei, în zigotul primar au loc modificări

la nivel ultrastructural: vacuolele mari prezente la partea superioară a celulei dispar treptat, locul lor fiind luat de citoplasmă. Vacuolele vor reapărea în momentul premergător primei diviziuni a zigotului. Nucleul este situat de regulă excentric, iar în jurul său se găsesc mitocondrii, plastide şi picături lipidice.

Zigotul prezintă o polaritate externă (morfologică), dublată de una internă (fiziologică) care, de regulă, coincid. Polaritatea morfologică se manifestă prin aceea că la partea superioară se găseşte nucleul, iar la cea inferioară vacuola. Polaritatea fiziologică rezidă din intensitatea crescută a metabolismului celular la polul superior al celulei. De asemenea, partea superioară a embrionului prezintă un geotropism negativ, iar cea inferioară unul pozitiv.

În primele stadii de dezvoltare a embrionului nu există diferenţe fundamentale între dicotiledonate şi monocotiledonate (fig. 77). Însă, pe măsură ce embrionul se dezvoltă, diferenţele dintre între cele două grupe apar tot mai pregnant.

De regulă, prima diviziune a zigotului este transversală. În urma acestei diviziuni rezultă două celule: o celulă proximală (situată în dreptul micropilului) şi una distală. Între aceste două celule apare imediat un perete despărţitor, spre deosebire de cazul de la gimnosperme, unde primele diviziuni ale zigotului nu erau urmate de citocineză.

În ceea ce priveşte factorul declanşator al primei diviziuni a zigotului s-au emis mai multe ipoteze: **Haberlandt** (1922) sugerează că aceasta s-ar datora unei excitaţii mecanice produsă de spermatozoidul ce pătrunde în ovul în momentul fecundaţiei; acesta ar determina formarea unor hormoni ce ar induce diviziunea.

În 1945, **Thompson** consideră că în urma maturării zigotului, acesta, crescând în dimensiuni, raportul nucleo-plasmatic ar scădea până la limita critică ce iniţiază diviziunea celulară.

A doua diviziune poate varia ca orientare în cele două celule: de regulă celula proximală se divide tot transversal, în timp ce celula distală se divide fie transversal, fie longitudinal sau chiar oblic. Ulterior, diviziunile celulare – atât anticline cât şi

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

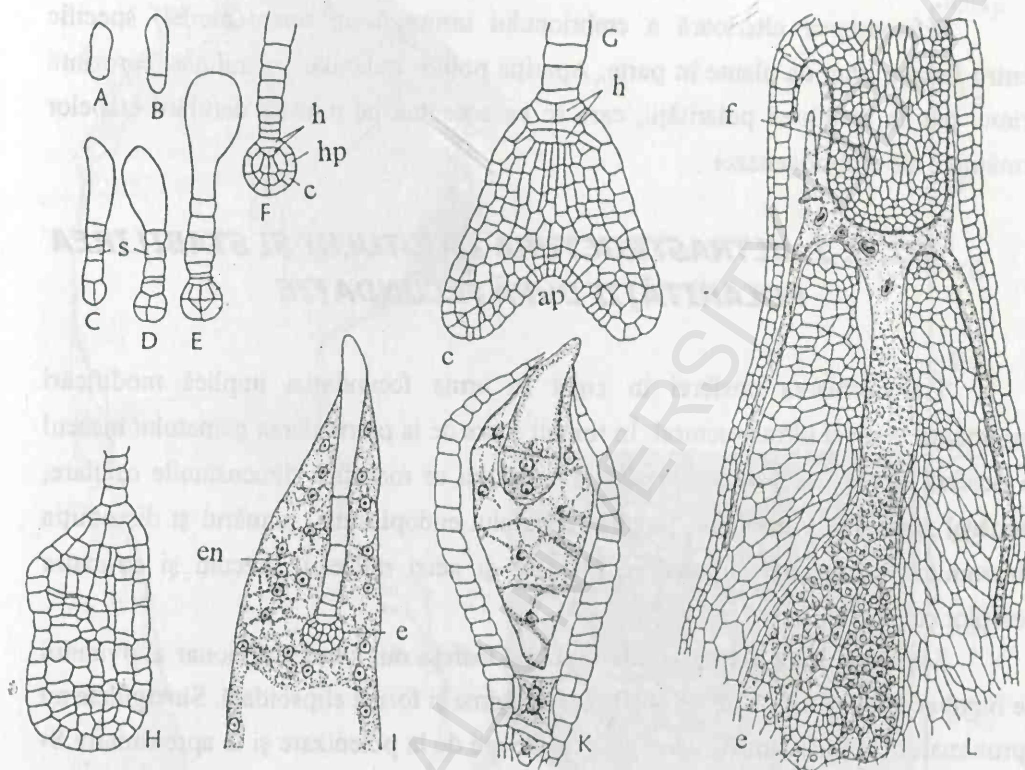


Fig- 77 – A – G – formarea embrionului la dicotiledonate (*Capsella bursa-pastoris*), H – embrionul la monocotiledonate (*Alisma plantago-aqatica*), I – embrion în endosperm nuclear (*Lepidium*), K – proembrion în endosperm nuclear (*Ageratum mexicanum*), L – embrion cu haustor la *Globularia cordifolia*: ap – apex caulinar, c – cotiledon, e – embrion, en – endosperm, f – funicul, h – hipofiză, hp – hipocotil, s – suspensor (d. Strasburger, 1999)

pericline – au loc cu o frecvenţă mai mare în regiunea distală, situată spre chalază, deci mai aproape de sursa de substanţe nutritive; în această parte se va forma embrionul propriu-zis (corpul embrionar). Atâta timp cât simetria este radiară, vorbim de *proembrion*, iar după apariţia cotiledoanelor şi trecerea la simetria bilaterală, de *embrion*. În regiunea proximală, dinspre micropil, diviziunile sunt mai reduse numeric; în această parte se va forma suspensorul, alcătuit, de regulă, din unul sau mai multe şiruri de celule suprapuse.

Diferențierea ulterioară a embrionului urmează un tipar (model) specific pentru fiecare grup de plante în parte. Apariția polilor radicular și caulinar reprezintă primul pas în stabilirea polarității, care se va accentua pe măsura derulării etapelor următoare ale embriogenezei.

VII. 3. 1. ULTRASTRUCTURA ZIGOTULUI ŞI STABILIREA POLARITĂȚII DUPĂ FECUNDAȚIE

Transformarea oosferei în zigot în urma fecundației implică modificări importante la nivel ultrastructural. În timpul scurs de la pătrunderea gametului mascul în oosferă și până la prima diviziune a zigotului se modifică dimensiunile celulare, numărul și poziția vacuolelor, poziția reticulului endoplasmic, numărul și distribuția ribozomilor, conținutul în amidon, proteine și acizi nucleici, precum și structura pereților celulari.

Modificările de formă și dimensiuni: Oosfera din sacul embrionar al ovulului de bumbac (*Gossypium*) are 90 – 100 µm lungime și formă elipsoidală. Sinergidele au aproximativ aceleași dimensiuni. După 24 de ore de la polenizare și la aproximativ 8-10 ore după intrarea gametului mascul în oosferă, volumul acesteia se reduce la jumătate (fig. 78). După trei zile, dimensiunile zigotului sunt și mai reduse. Scăderea dimensiunilor acestuia este acompaniată de o scădere marcantă a volumului vacuolei centrale. Citoplasma, dispusă parietal în cazul oosferei, se acumulează acum în jurul nucleului zigotic.

În trecerea de la structura oosferei la cea a zigotului se pot deosebi trei stadii (Jensen, 1968):

Stadiul I – *oosferic*: La bumbac, oosfera este doar parțial acoperită de perete (la polul micropilar). În regiunea de contact cu sinergidele, oosfera prezintă doar plasmalemă. Vacuola centrală este mare, citoplasma dispusă parietal, între

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

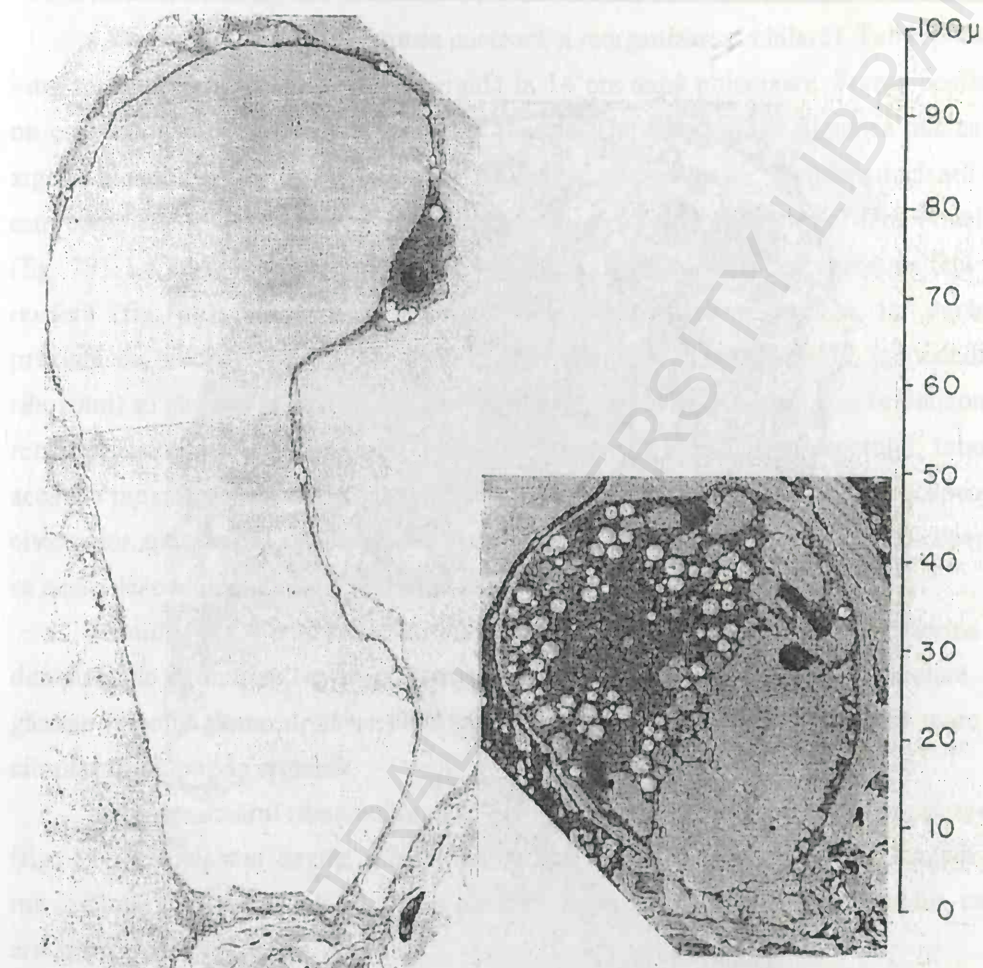


Fig. 78 – Secţiune longitudinală prin oosfera (stânga) şi zigot (dreapta) de la *Gossypium* la trei zile de la fecundaţie (nucleul zigotului este în diviziune) (d. Jensen, 1968)

tonoplast şi plasmalemă, iar nucleul prezintă un singur nucleol vizibil. Ribozomii sunt numeroşi, ataşaţi de reticulul endoplasmatic sau liberi în citoplasmă. Plastidele conţin mici granule de amidon, iar mitocondriile au un număr relativ redus de criste. Dictiozomii nu desprind vezicule laterale.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

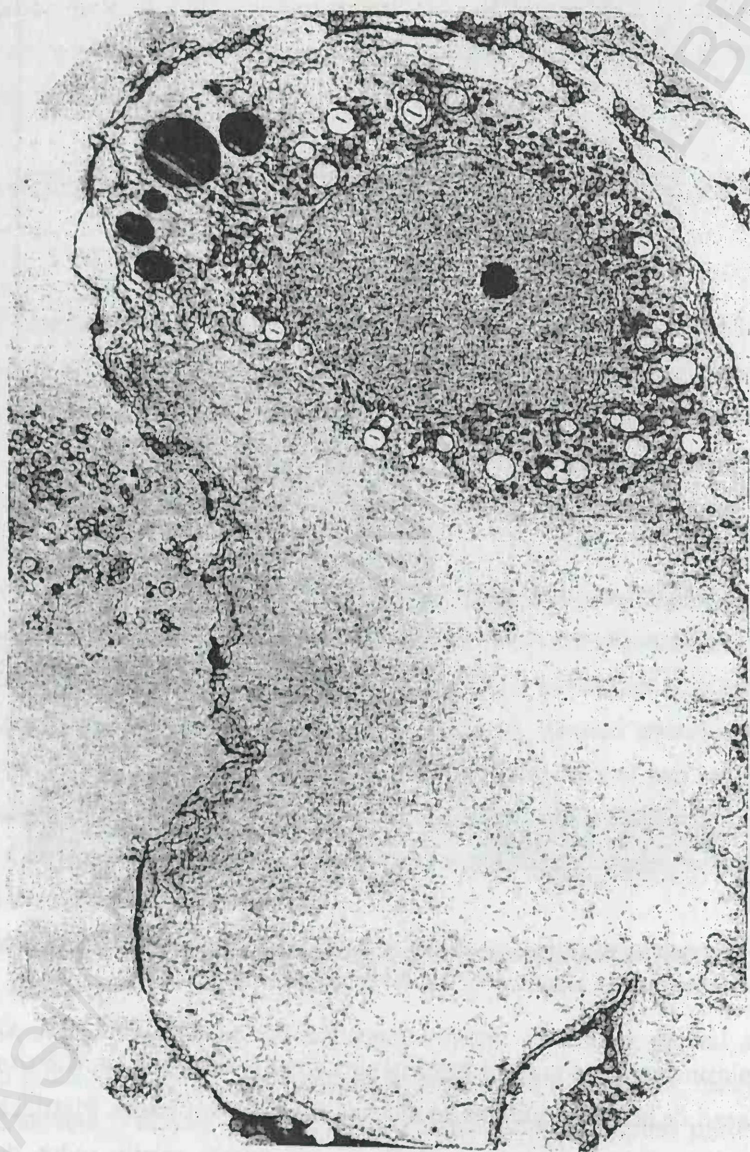


Fig. 79 – Zigotul de *Gossypium* la 18 ore după polenizare şi la 4 ore după fecundaţie; plastidele şi mitocondriile se grupează în jurul nucleului (d. Jensen, 1968)

BCU IASI LIBRARY

Stadiul II – zigotic (fuziunea nucleară şi reorganizarea celulară). Tubul polinic intră în sacul embrionar printr-o sinergidă la 14 ore după polenizare. Forma oosferei nu este modificată de intrarea gametului mascul. După ce are loc fuziunea nucleară, zigotul începe să scadă în dimensiuni. La 18 ore după polenizare, fuziunea nucleară nu este completă, însă se observă aglomerarea plastidelor şi mitocondriilor lângă nucleu (fig. 79). La 24 de ore după fecundaţie, zigotul are dimensiuni vizibil reduse faţă de oosferă (fig. 80). În acest moment fuziunea nucleară este completă, iar nucleul prezintă doi nucleoli vizibili. Citoplasma cu organitele din ea (plastide, mitocondrii, ribozomi) se găseşte în jurul nucleului. Ribozomii încep să se organizeze în polizomi; reticulul endoplasmic se dezvoltă în timpul reducerii dimensiunilor zigotului; tubulii acestuia prezintă diverticule, iar de membranele sale sunt ataşaţi ribozomi. La capetele cisternelor aparatului Golgi se observă numeroase vezicule mici. În plastide începe să se acumuleze amidon, iar dimensiunile mitocondriilor cresc.

Stadiul III – maturarea zigotului: În acest stadiu zigotul ajunge la forma şi dimensiunile definitive. Nucleul, înconjurat de citoplasmă şi de organitele celulare, se găseşte la polul chalazal, iar la polul micropilar se observă o vacuolă relativ mare şi citoplasmă cu puţine organite.

Creşte numărul ribozomilor, atât a celor liberi cât şi a celor grupaţi în polizomi (fig. 81). Citoplasma devine mai densă, ea apărând compactă şi uşor granulată la microscopul electronic, faţă de cea a oosferei sau a zigotului din primul stadiu, care era aproape clară.

Dictiozomii sunt numeroşi şi prezintă vezicule de dimensiuni diferite. Peretele celular înconjoară zigotul, fiind mai gros la polul micropilar decât la cel chalazal. Plastidele acumulează tot mai mult amidon (creşte numărul de granule/plastidă şi dimensiunile granulelor preexistente). Numărul plastidelor rămâne constant, în timp ce cel al mitocondriilor creşte.

Se consideră că reducerea în dimensiuni a zigotului s-ar datora pierderilor de apă prin schimb osmotic. Una din consecinţele cele mai importante ale acestui fenomen îl constituie polarizarea zigotului (citoplasma înconjoară nucleul aflat la un

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

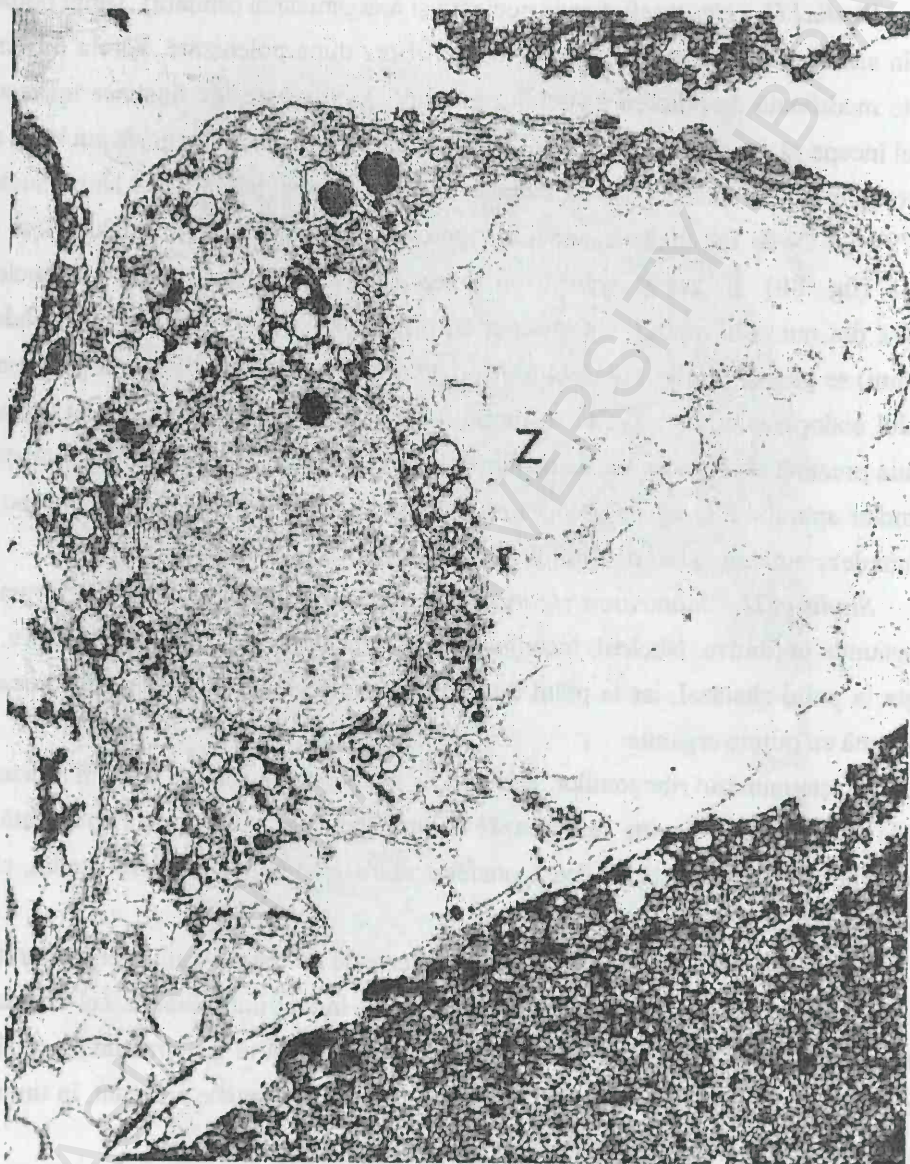


Fig. 80 – Zigotul de la *Gossypium* la 24 de ore de la polenizare şi la 10 ore de la fecundaţie (d. Jensen, 1968)

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

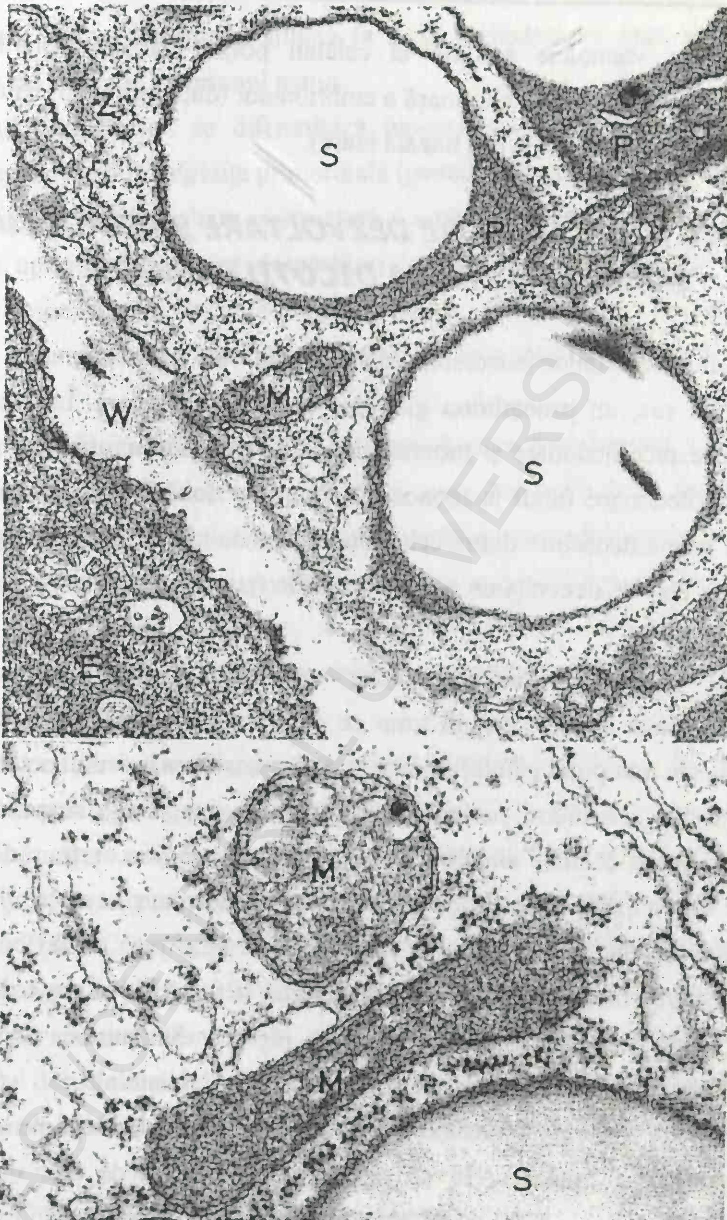


Fig. 81 – Zigot de *Gossypium* la trei zile de la fecundație: se observă prezența plastidelor mari (P) cu granule de amidon (S) și mitocondrii (M); peretele celular (W) este gros, iar celulele endospermului (E) au citoplasma densă (d. Jensen, 1968)

pol al celulei, iar vacuolele se află la celălalt pol). Achiziția polarității este determinantă pentru dezvoltarea ulterioară a embrionului (după prima diviziune va lua naștere o celulă terminală mică și una bazală mare).

VII. 3. 2. TIPURI DE DEZVOLTARE ŞI STRUCTURA EMBRIONILORL LA DICOTILEDONATE

În urma diviziunilor succesive ale zigotului se formează, așa cum am menționat și mai sus, un proembrion globulos cu simetrie radiară. În acest stadiu, diferențele dintre dicotiledonate și monocotiledonate sunt nesemnificative. Numărul de primordii cotiledonare (unul la monocotiledonate și două la dicotiledonate) este considerat a fi prima deosebire dintre cele două grupe de angiosperme. Există însă și dicotiledonate la care se dezvoltă un singur cotiledon (cum ar fi *Claytonica virginica*) (**Haccius**, 1952).

Ulterior embrionul dicotiledonatelor capătă o formă bilobată datorită dezvoltării celor două cotiledoane, în timp ce embrionul monocotiledonatelor are o formă mai mult sau mai puțin cilindrică, indusă de expansiunea unicului cotiledon.

Pe măsura dezvoltării proembrionului, la baza sa, lângă suspensor, apare **hipofiza** (ce grupează celulele inițiale ale scufiei, rizodermei și scoarței rădăcinii), iar la vârful lui se diferențiază **epifiza** (din care va rezulta epiderma și scoarța tulpinii).

La dicotiledonate, primordiile cotiledonare apar ca două proeminențe meristematice situate la partea apicală a embrionului și rezultate în urma diviziunilor pericline ale straturilor superficiale din această regiune. Schimbarea formei duce, implicit, la schimbarea simetriei embrionului: din radiară, în bilaterală.

Formarea și creșterea cotiledoanelor este asemănătoare cu cele ale unei frunze normale. În acest caz putem vorbi de o creștere apicală și de una marginală a cotiledoanelor.

Regiunea apicală a embrionului (la dicotiledonate), delimitată de cele două cotiledoane, reprezintă apexul caulinar al epicotilului. La monocotiledonate, apexul

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

este evident într-o depresiune situată la baza cotiledonului unic şi apare complet înconjurat de acesta la embrionul matur.

Sub cotiledoane se diferenţiază hipocotilul şi radicula, iar la germinarea seminţei apare vizibilă tulpiniţa primordială (gemula sau epicotilul).

Tipurile de dezvoltare şi structură a embrionilor la angiosperme variază prin modul de apariţie a pereţilor despărţitori în proembrion şi chiar în embrion, prin structura suspensorului, poziţia embrionului în sământă etc. De aceea structura definitivă a unui embrion constituie, deseori, un caracter în diagnoza diferitelor grupe de plante.

Prima clasificare a tipurilor de dezvoltare a embrionului a fost făcută de **Schnarf** (1929) (cf. **Rădulescu – Mitroiu**) care, bazându-se pe datele renumitului embriolog **Souèges** a stabilit cinci tipuri principale de embriogeneză după originea proembrionului tetracelular şi evoluţia ulterioară a celulelor rezultate din diviziunile succesive ale acestuia: *Crucifer, Asterad, Solanad, Cariopfillad,Chenopodiad*. Trăsătura comună a acestor tipuri de embriogeneză constă în faptul că prima diviziune a zigotului are loc transversal.

Un caz particular de embriogeneză este întâlnit la *Paeonia*: proembrionul este mai întâi cenocitic, iar apoi în urma procesului de celularizare devine un masiv celular, din care iau naştere numeroase primordii embrionare; dintre acestea doar unul devine dominant şi va forma embrionul matur al seminţei (**Cave** şi colab, 1961).

I. Tipul Crucifer (numit şi *Onagrad*, descris de **Hanstein** în 1870 şi de **Souèges** în 1914 şi 1919).

Fiind primul descris, se numeşte şi tipul clasic. Părţile principale ale embrionului derivă din celula apicală. Suspensorul şi hipofiza derivă din celula bazală.

Dezvoltarea embrionului începe cu diviziunea transversală a zigotului în două celule:

- una bazală (inferioară), mai mare, spre micropil;
- una apicală (superioară), mai mică, orientată spre centrul nucelei.

a) Prima celulă care se divide este cea bazală (fig. 82 A, B); prin numeroase

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

segmentări transversale rezultă un suspensor lung, filamentos, format dintr-un şir de celule, dintre care cea bazală, mare, veziculoasă, are rol de haustor, iar cea terminală, dinspre proembrion, funcţionează ca hipofiză (fig. 82). Această celulă se va divide transversal, rezultând două celule fiice, fiecare dintre ele suferind apoi două diviziuni prin pereţi perpendiculari unul faţă de altul (fig. 82 N, O). Rezultă astfel un ansamblu de opt celule, dintre care patru inferioare reprezintă iniţialele scoarţei rădăcinii, iar cele patru superioare generează scufia şi rizoderma rădăcinii.

b) Celula apicală se divide mai târziu longitudinal şi apoi transversal, rezultând proembrionul 4-celular (stadiul de quadrant) (fig. 82 J). Apoi, fiecare din celulele cvadrantului se divide transversal, rezultând proembrionul 8-celular (stadiul de octant) (fig. 82 K): cele patru celule inferioare vor forma tulpiniţa (epicotilul) şi cotiledoanele, iar cele patru celule superioare vor forma hipocotilul şi iniţialele cilindrului central al rădăcinii.

În continuare, toate celulele octantului se divid periclin, formându-se: un strat de celule externe ce vor da tunica şi apoi epiderma şi un masiv de celule interne ce vor da corpusul, iar apoi scoarţa şi cilindrul central.

Diviziunile celulelor embrionului continuă şi, mai târziu, se schiţează cotiledoanele (pe flancurile unei depresiuni embrionare apicale). La sfârşitul embrigenezei tulpiniţa se schiţează, apoi se conturează clar.

În acest stadiu, embrionul apare mai mult sau mai puţin cordat în secţiune longitudinală. Curând, cotiledoanele şi hipocotilul se alungesc (prin diviziuni transversale). Ulterior embrionul creşte mult mai rapid decât suspensorul, se îndoaie, luând forma ovulului (nucelei) (campilotrop la crucifere) (fig. 83).

În final embrionul matur ocupă cea mai mare parte din sământă, iar albumenul se resoarbe aproape complet.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

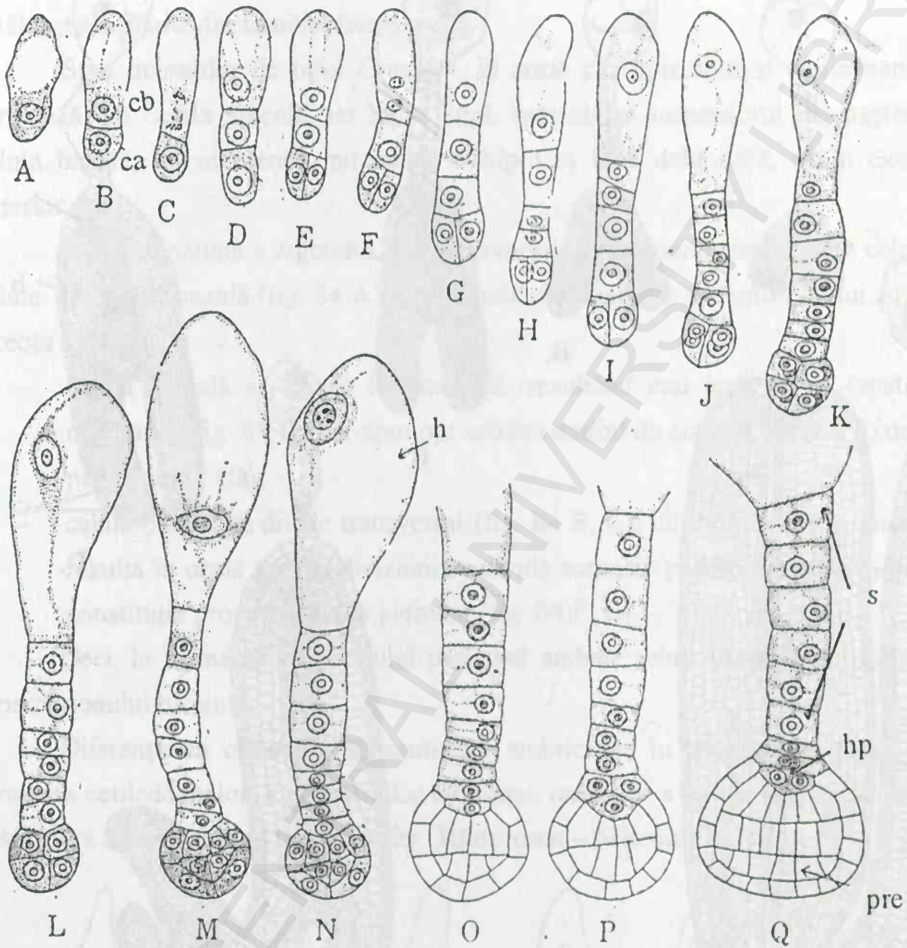


Fig. 82 – *Tipul Crucifer* - Dezvoltarea embrionului la *Capsella bursa pastoris*: A – zigot, B, C – prima diviziune a zigotului, D – diviziunea celulei bazale, E – diviziunea celulei apicale, F - I – alungirea suspensorului, J – proembrion în stadiul de cvadrant, K – proembrion în stadiul de octant, L – Q – diferite stadii de dezvoltare ale proembrionului globular: ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, h – celulă haustor, hp – hipofiză, pre – proembrion, s – suspensor (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

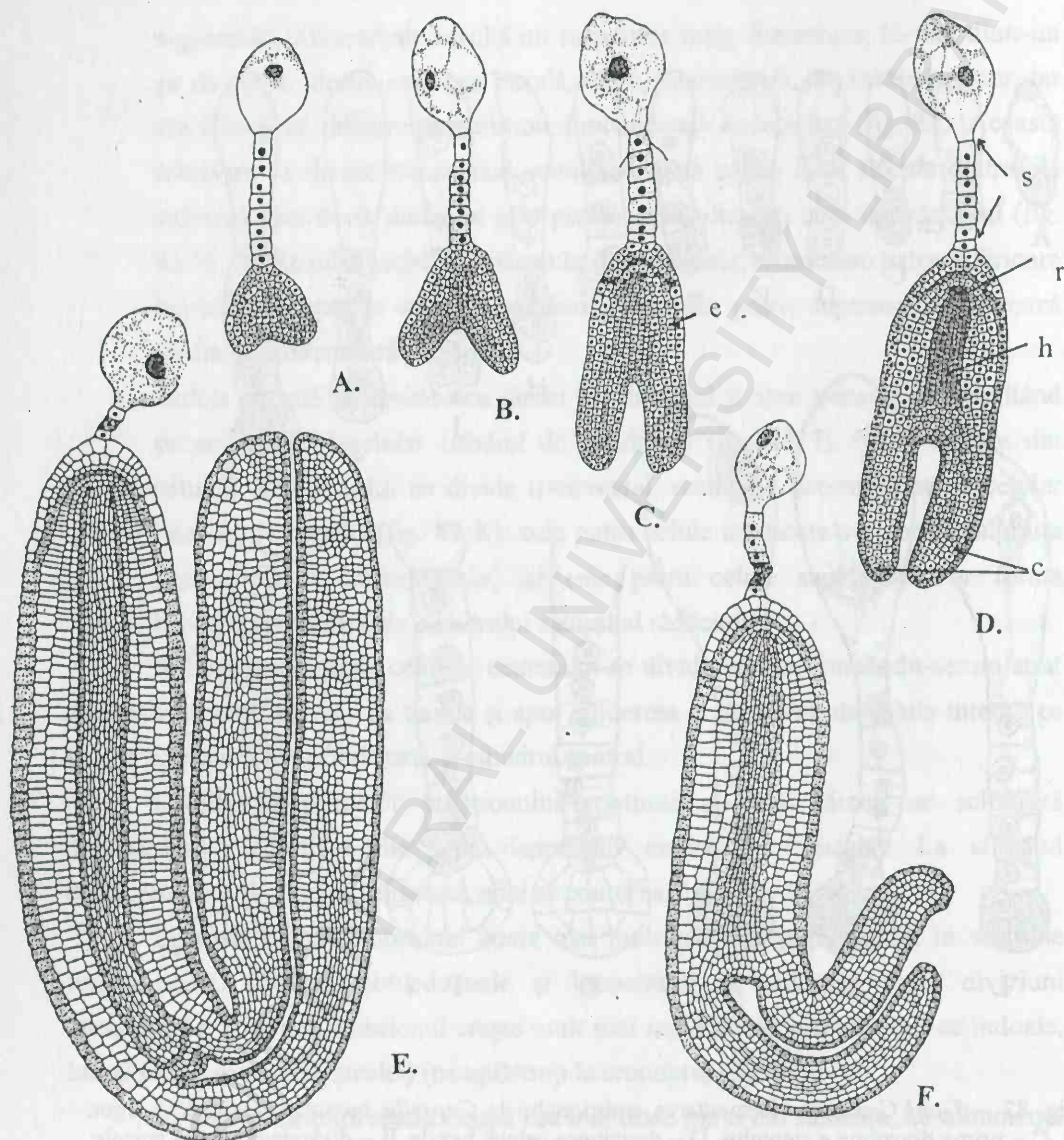


Fig. 83 – Stadii mai avansat în formarea embrionului de la *Capsella bursa pastoris*: c – cotiledoane, e – embrion, h – hipocotil, r – radiculă, s – suspensor (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

BCU IAȘI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

II. Tipul Asterad (descris de **Jones** în 1927, la *Lactuca sativa*) (fig. 84). Se întâlneşte la plante din familia *Asteraceae*.

Spre deosebire de tipul *Crucifer*, în acest caz epicotilul şi cotiledoanele se formează din celula apicală, iar hipocotilul, radicula şi suspensorul iau naştere din celula bazală; de asemenea, nu există o hipofiză bine delimitată, ca în exemplul anterior.

Prima diviziune a zigotului este transversală şi în urma ei iau naştere cele două celule: apicală şi bazală (fig. 84 A). Diviziunile ulterioare ale proembrionului au loc în direcţii diferite:

- celula apicală se divide longitudinal, rezultând mai întâi patru (stadiul de cvadrant) (fig. 84 D), iar apoi opt celule (stadiul de octant) (fig. 84 E) dispuse pe un singur etaj;
- celula bazală se divide transversal (fig. 84 B, C); ulterior, celula inferioară ce rezultă în urma acestei diviziuni se divide succesiv şi descendentele ei intră în constituţia proembrionului globular (fig. 84 F, G).

Deci, la formarea embrionului participă ambele celule (apicală şi bazală) ale proembrionului bicelular.

Diferenţierea organelor şi ţesuturilor embrionare în stadiile mai târzii, ca şi formarea cotiledoanelor, a primordiilor tulpiniţei, radiculei, a tunicii şi a corpusului, se desfăşoară asemănător cu tipul crucifer (**Rădulescu – Mitroiu**, 1976).

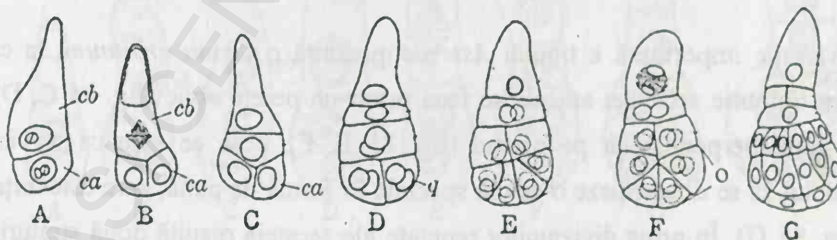


Fig. 84 – *Tipul Asterad* – dezvoltarea embrionului la *Lactuca sativa*: ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, o – octant, q – cvadrant (d. Maheshvari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

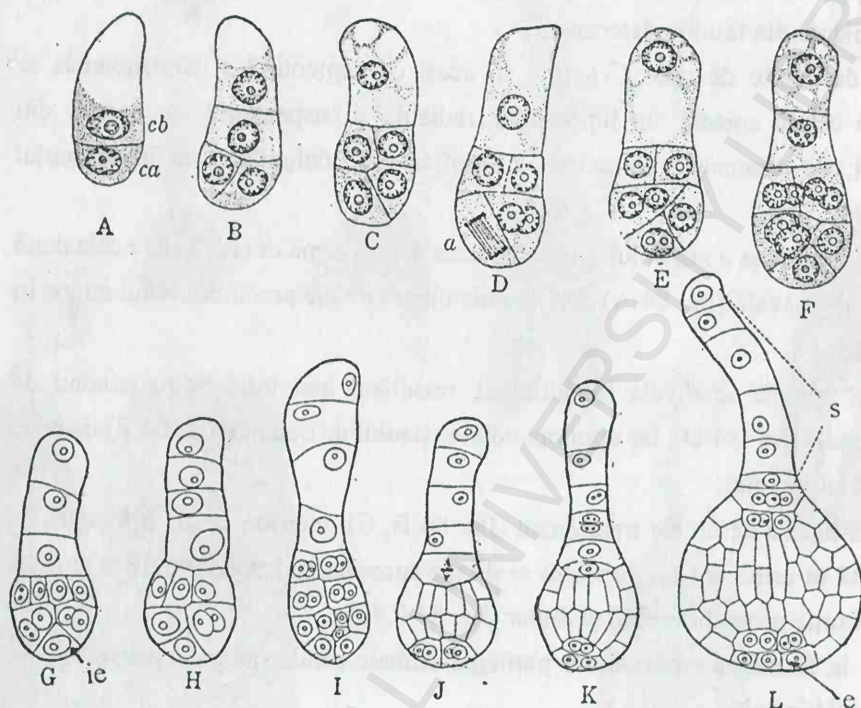


Fig. 85 – Dezvoltarea embrionului la *Geum urbanum:* ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, e – epifiza, ie – inițiala epifizei, s – suspensor (d. Maheshwari, 1950)

O variație importantă a tipului *Asterad* prezintă o *Geum urbanum*, la care segmentarea timpurie a celulei apicale se face printr-un perete oblic (fig. 85 C, D) și apoi printr-unul perpendicular pe primul (fig. 85 E, F), ceea ce face ca la vârful proembrionului să se diferențieze o celulă specială în formă de pană, care este inițiala epifizei (fig. 85 G). În urma diviziunilor repetate ale acesteia rezultă două straturi de celule suprapuse (epifiza – fig. 85 J – L), din care se formează epiderma și scoarța epicotilului.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

III. *Tipul Solanad* (descris de **Souèges** (1922) şi **Bahduri** (1936) la mai multe specii de *Solanaceae*) (fig. 86)

În acest caz, la formarea embrionului participă mai ales celulele rezultate în urma diviziunilor repetate ale celulei apicale, din care rezultă cotiledoanele, epicotilul, hipocotilul şi radicula.

Din celula bazală rezultă numai suspensorul bi- sau pluricelular, mai rar şi hipofiza.

Ambele celule ale proembrionului bicelular de divid la început transversal, mai întâi cea apicală, apoi cea bazală. Rezultă astfel un proembrion format din patru celule suprapuse. Ulterior se formează un octant, după ce două celule s-au divizat transversal, iar două longitudinal. Prin diviziunea ulterioară a celulelor octantului:

- din celulele bazale rezultă partea cotiledonară a embrionului (cu epicotilul între ele);
- din cele superioare rezultă hipocotilul şi radicula; toate celelalte celule formează suspensorul şi hipofiza (care va da scufia rădăcinii).

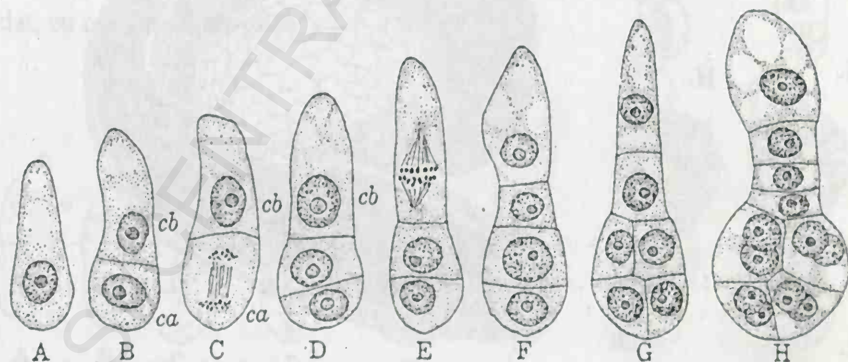


Fig. 86 – Dezvoltarea embrionului la *Nicotiana tabacum*: A – zigot, B – prima diviziune a zigotului, C, D – diviziunea celulei apicale, E – diviziunea celulei bazale, F – proembrion format din patru celule suprapuse, G – stadiul de cvadrant, H – stadiul de octant: ca – celulă apicală, cb – celulă bazală (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

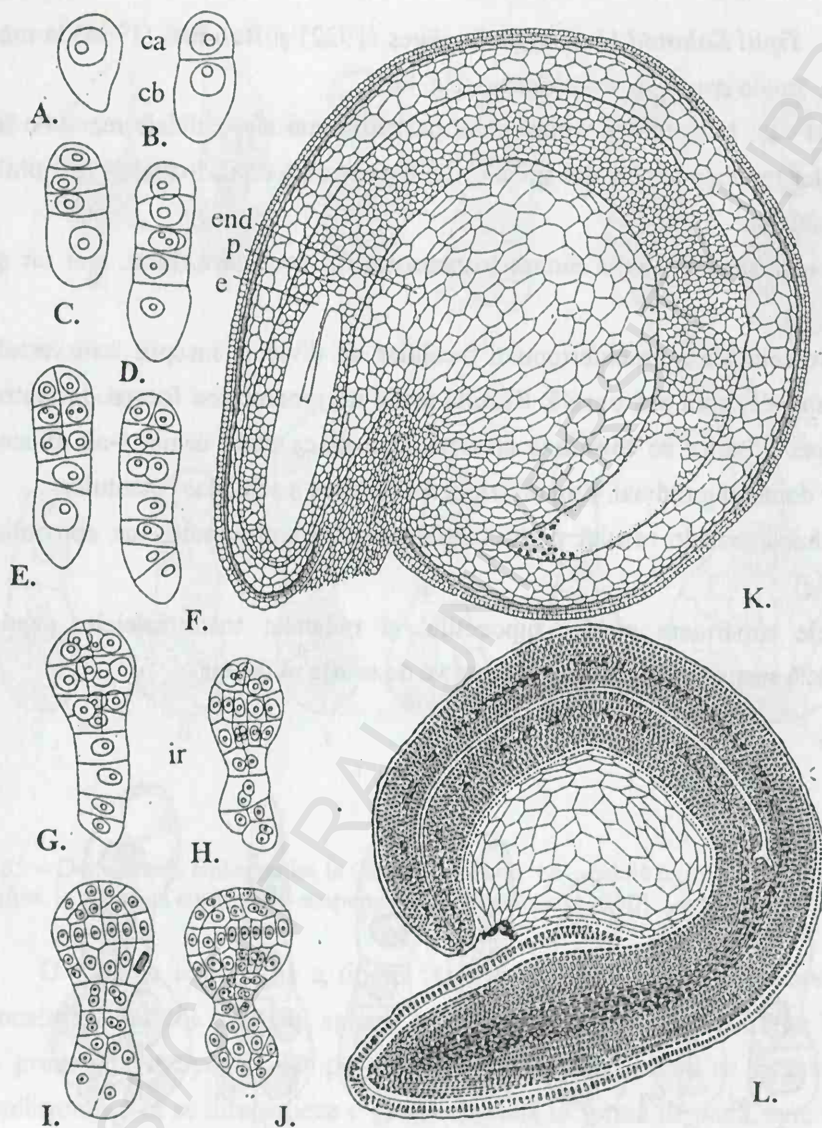


Fig. 87 – *Tipul Chenopodiad* – A - J - Dezvoltarea embrionului la *Chenopodium bonus-henricus*; A, C – formarea proembrionului cu 4 celule, D- G – formarea proembrionului cu 16, H – J – pproembrion pluricelular; K, L – *Beta vulgaris* ovul cu sac embrionar în care se observă embrionul şi endospermul (K); embrion matur (L), complet diferenţiat, puternic curbat, diapus la periferia seminţei (în centrul acesteia se observă perispermul) : ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, e – embrion, end – endosperm, ir – iniţiala radiculei, p –perisperm (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

BOTANICA TRA UNIVERSITY LIBRARY

IV. ***Tipul Chenopodiad*** (descris de Souèges în 1920, la *Chenopodium bonushenricus*) (fig. 87).

Este asemănător cu tipul *Solanad*, în sensul că ambele celule (apicală şi bazală) rezultate din zigot se divid transversal, formând cele patru celule suprapuse ale proembrionului tetracelular (fig. 87 A – C). Dar, la formarea părţilor componente ale embrionului participă celule provenite atât din diviziunea celulei apicale, cât şi a celei bazale.

- din celula apicală, în urma unor diviziuni transversale şi longitudinale, rezultă mai multe straturi, din care se vor forma cotiledoanele, epicotilul şi partea superioară a hipocotilului;
- din celula bazală, în urma diviziunilor, se formează partea inferioară a hipocotilului şi suspensorul; ultima celulă a suspensorului funcţionează ca hipofiză şi contribuie la formarea radiculei.

V. ***Tipul Caryofillad*** (descris de Souèges în 1924, la *Sagina procumbens*) (fig. 88).

Celula bazală rămâne nedivizată şi formează o celulă mare, veziculară, care nu participă la formarea embrionului; ea intră în componenţa suspensorului ca un haustor suspendat, cu nucleu hipertrofiat.

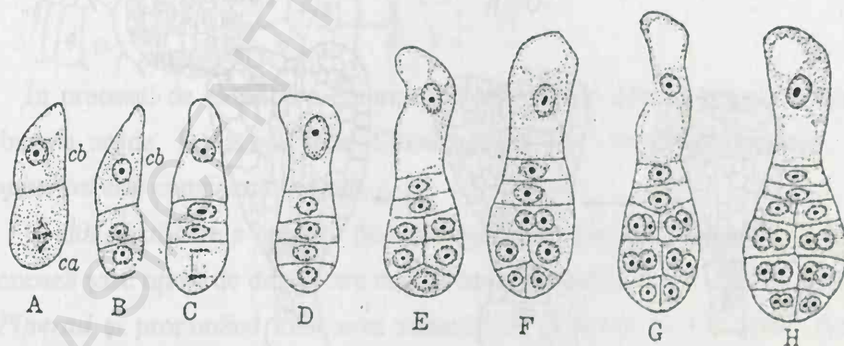


Fig. 88 – Dezvoltarea embrionului la *Sagina procumbens*: ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, h – haustor (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Celula apicală generează toate părţile embrionului şi chiar o parte din suspensor (când acesta este pluricelular). Această celulă se divide iniţial numai transversal, formând proembrionul tetracelular (ca un şir de celule suprapuse).Ulterior celulele inferioare se divid longitudinal, iar celula superioară se divide transversal, rezultând cinci (uneori şase) straturi de celule suprapuse, ce alcătuiesc corpul proembrionului. Din acesta se vor diferenţia epicotilul, cotiledoanele, hipocotilul, radicula şi scufia acesteia. Ultimele două celule din vecinătatea celulei bazale constituie, împreună cu aceasta, suspensorul.

Ca şi celelalte tipuri de embriogeneză, şi acest tip se întâlneşte la reprezentanţi din diferite familii, nu numai din *Caryophyllaceae*, cu mici particularităţi faţă de tipul de bază. De exemplu, la *Sedum acre* embriogeneza este asemănătoare cu tipul *Caryofillad*, cu deosebirea că celula bazală este foarte ramificată şi străpunge învelişul seminal (fig. 89, 90).

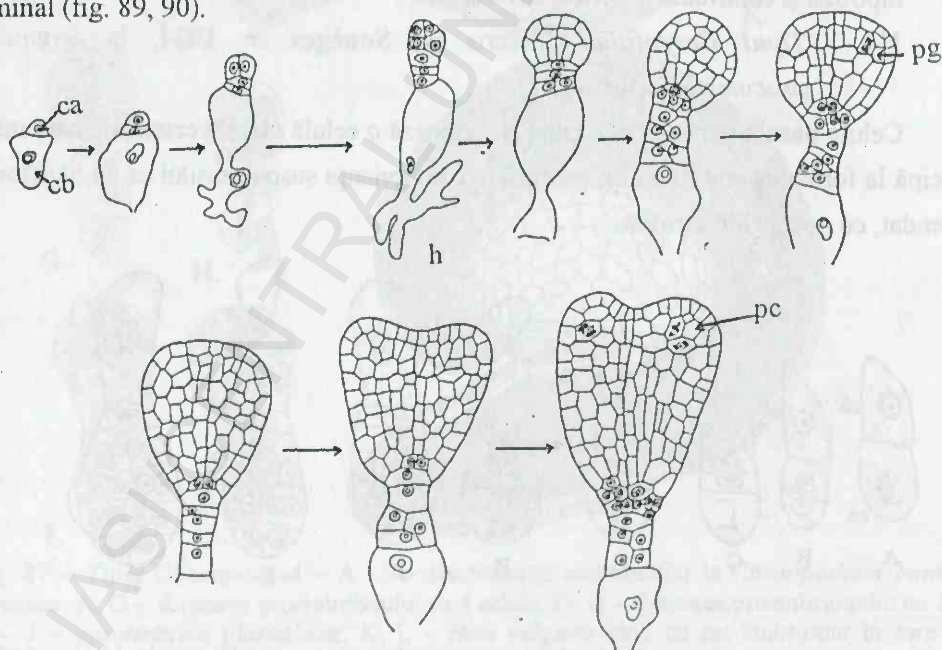


Fig. 89 – Dezvoltarea embrionului la *Sedum sieboldii*: ca – celulă apicală, cb – celulă bazală, h – haustor, pc – primordiile cotiledoanelor, pg – proembrion globular (d. Batygina, 1985)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

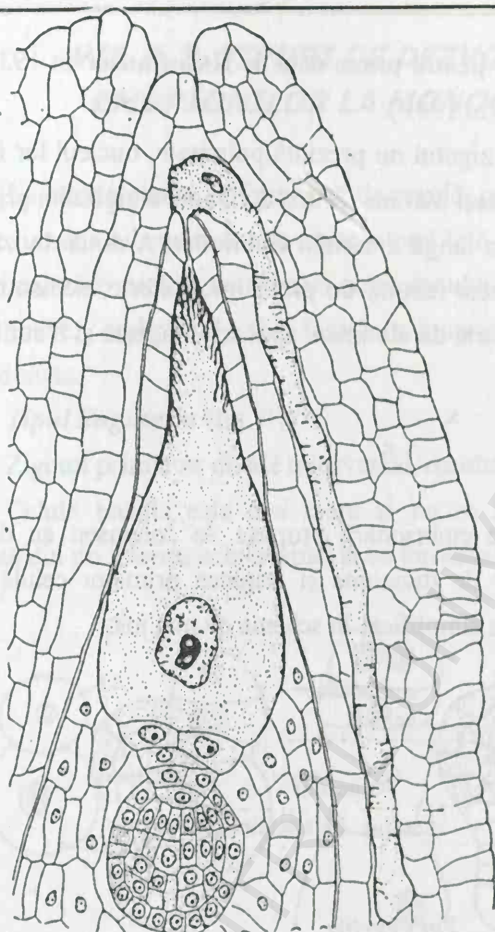


Fig. 90 – Embrion de la *Sedum hispanicum* în stadiul globular: se observă celula haustor care pătrunde în endosperm (d. Batygina, 1985)

În procesul de evoluţie a embrionului importanţa celulei apicale creşte, iar a celei bazale scade. De aceea tipul *Chenopodiad* este considerat primitiv, iar cel *Caryophyllad* este considerat evoluat.

O altă clasificare a tipurilor de embrioni îi aparţine lui **Johansen** (1950), care menţionează şase tipuri de dezvoltare embrionară, adăugând la cei descrişi până acum tipul *Piperad* şi propunând înlocuirea numelui de *Solanad* cu *Onagrad*. Acest din urmă tip este considerat cel mai primitiv, fiind răspândit în numeroase familii (aproximativ 58) din mai multe ordine. În aceeaşi familie însă de pot întâlni tipuri diferite de dezvoltare embrionară (aşa cum este cazul familiei *Gentianaceae*, în cadrul căreia se întâlnesc trei tipuri distincte de formare a embrionilor).

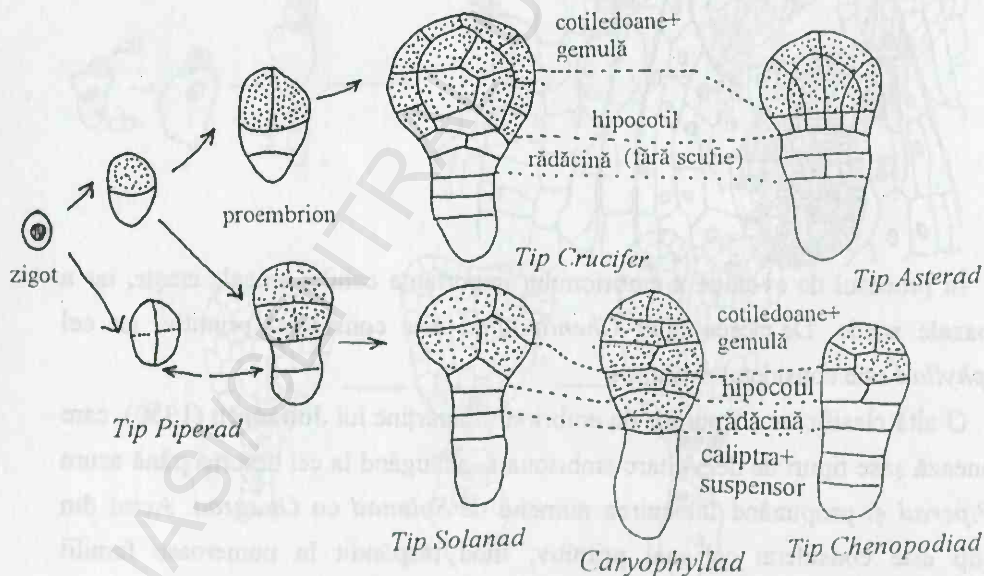
BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VI. ***Tipul Piperad*** (descris pentru prima dată de **Rutishauser** în 1935 şi confirmat de **Johansen** în 1950).

În acest caz atât oosfera cât şi zigotul nu prezintă polaritate, nucleul lor fiind înconjurat de mai multe vacuole de aceeaşi mărime. Prima diviziune a zigotului primar are loc, de obicei, perpendicular pe axa lungă a sacului embrionar. A doua diviziune este perpendiculară pe prima, astfel încât rezultă un proembrion sferic, neînsoţit de suspensor. Iniţial embrionul este înconjurat de albumen, apoi se alungeşte şi îl străbate pe acesta din urmă.

x
x x

Cele şase tipuri de dezvoltare embrionară propuse de Johansen au drept criteriu de clasificare poziţia pereţilor de diviziune şi originea primelor celule ale proembrionului; aceste tipuri sunt redate simplificat în schema de mai jos:



Primele stadii de dezvoltare a embrionului la dicotiledonate: regiunile punctate provin din celula apicală (superioară) a proembrionului bicelular.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VII. 3. 3. TIPURI DE DEZVOLTARE ŞI STRUCTURA EMBRIONILOR LA MONOCOTILEDONATE

La aceste plante se formează, de regulă, un singur cotiledon terminal, aproape cilindric, iar apexul caulinar este situat lateral faţă de cotiledon şi acoperit de coleoptil, care reprezintă o prelungire a bazei cotiledonului. Datorită poziţiei laterale a regiunii meristematice, embrionul are formă asimetrică în comparaţie cu cel de la dicotiledonate.

Tipul Sagittaria (fig. 91)

Zigotul primar se divide transversal, rezultând celula apicală şi celula bazală.

Celula bazală este mai mare şi nu se mai divide; împreună cu o celulă provenită din diviziunea celulei apicale ea formează suspensorul.

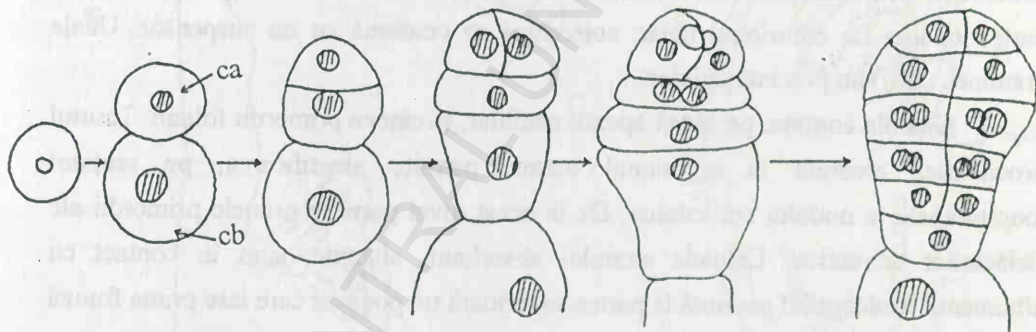


Fig. 91 - Dezvoltarea embrionului la *Sagittaria sagittifolia*: ca – celulă apicală,cb – celulă bazală (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

Celula apicală suferă o diviziune transversală, rezultând două celule suprapuse: cea inferioară se divide de două ori longitudinal, formând două etaje ale cvadrantului; cea superioară se divide şi ea transversal, iar apoi longitudinal participând la formarea embrionului în felul următor:

- ambele cvadrante superioare alcătuiesc un cotiledon;
- al treilea cvadrant formează epicotilul (cu apexul caulinar);

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- celelalte straturi generează radicula şi scufia, iar celula învecinată cu cea bazală (veziculoasă) formează suspensorul (3-6 celule suprapuse).

Tipul Triticum (fig. 92)

Zigotul principal se divide transversal, rezultând două celule suprapuse: una superioară (apicală) şi una bazală (inferioară).

Celula apicală se divide longitudinal, iar cea bazală transversal. În urma diviziunilor repetate ale celulei apicale se formează o parte din coleoptil, cotiledonul principal (scutellum) şi cotiledonul rudimentar (epiblast).

Din celula bazală, prin diviziuni repetate iau naştere primordiul tulpinii, restul coleoptilului, hipocotilul, primordiul rădăcinii şi suspensorul.

Embrionul matur de la grâu are următoarea structură: la polul superior epicotilul, acoperit de coleoptil; la polul inferior radicula, acoperită de coleorhiză, cotiledonul principal (scutellum) situat lateral şi un cotiledon rudimentar (epiblast) pe partea opusă. La embrionul tânăr, coleorhiza se continuă cu un suspensor. Unele graminee (*Zea*) nu prezintă epiblast.

Gemula conţine, pe lângă apexul caulinar, şi câteva primordii foliare. Ţesutul procambial, existent la embrionul matur, permite identificarea, pe secţiuni longitudinale, a nodului cotiledonar. De la acest nivel pornesc primele primordii ale rădăcinilor adventive. Celulele stratului absorbant, alungite, sunt în contact cu albumenul. Coleoptilul prezintă la partea superioară un por prin care iese prima frunză după germinarea seminţei.

Originea diferitelor părţi din embrionul gramineelor a reprezentat subiectul a numeroase controverse. Astfel, conform părerii general acceptate, scutellumul este considerat drept cotiledon, coleoptilul este prima frunză, iar porţiunea de tulpină dintre ele, drept primul internod (**Guinard**, 1961). Epiblastul este, de regulă, considerat ca un cotiledon rudimentar (**Roth**, 1955). Unii autori, însă, consideră epiblastul ca fiind parte a coleorhizei, datorită asemănărilor dintre ele şi a faptului că ambele prezintă peri absorbanţi (**Brown**, 1960, **Guinard**, 1961). Interpretarea coleoptilului ca o frunză nu este nici ea unanim acceptată; unii consideră că ar fi o prelungire a scutellumului

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

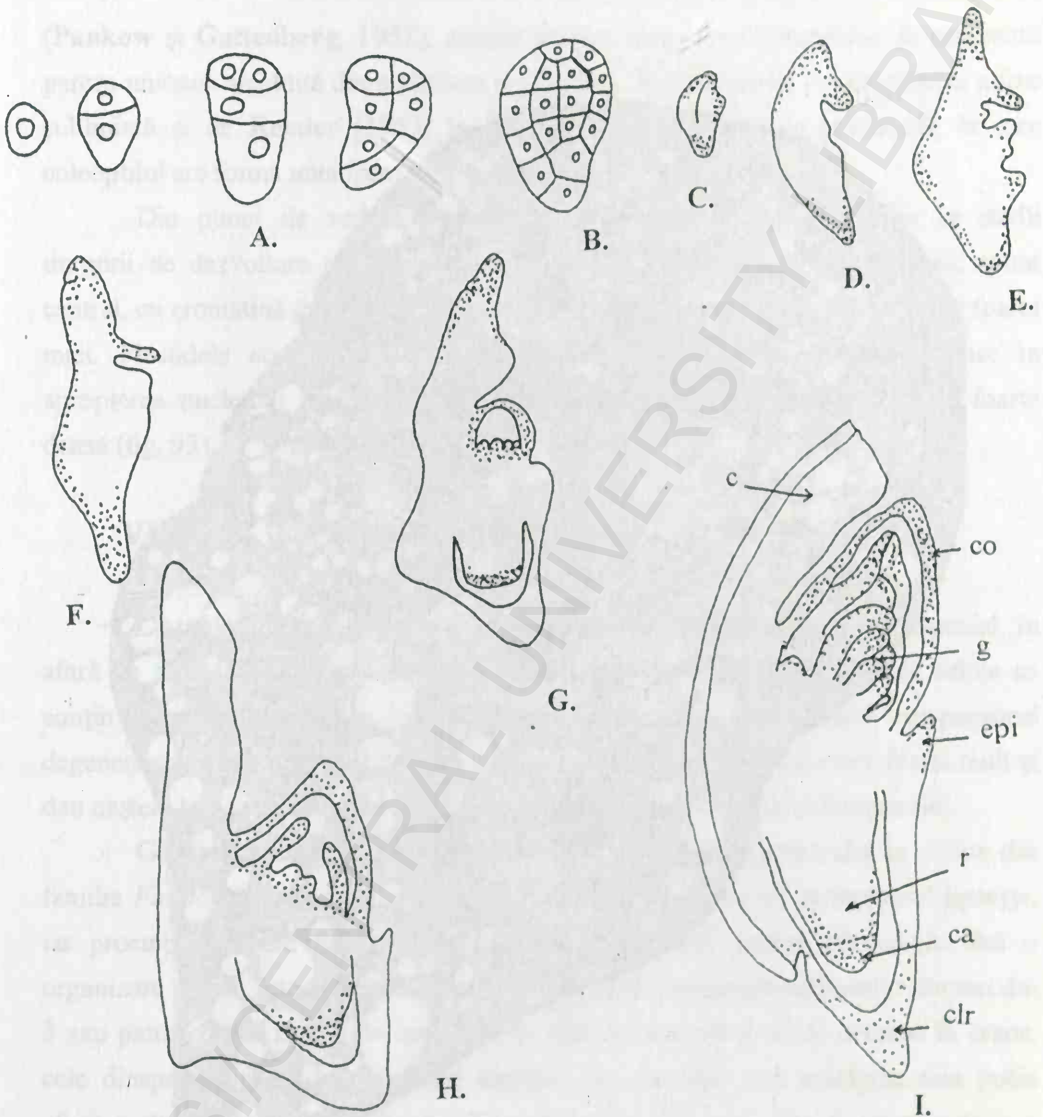


Fig. 92 – Dezvoltarea și structura embrionului la *Triticum vulgare*: A – proembrion după 1, 2, 3 și 5 zile de la autopolenizare, B, C – embrioni pluricelulari la care se observă cotiledonul la un interval de 7 zile de la polenizare, D, E – embrioni la care apare gemula, coleoptilul și epiblastul la 10 zile de la polenizate, F – dezvoltarea organelor apărute anterior și apariția radicului cu caliptra, G – I – maturizarea embrionului: c – cotiledon, ca – caliptră, clr – coleoriză, co – coleoptil, epi – epiblast, g – gemula, r – radicula (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

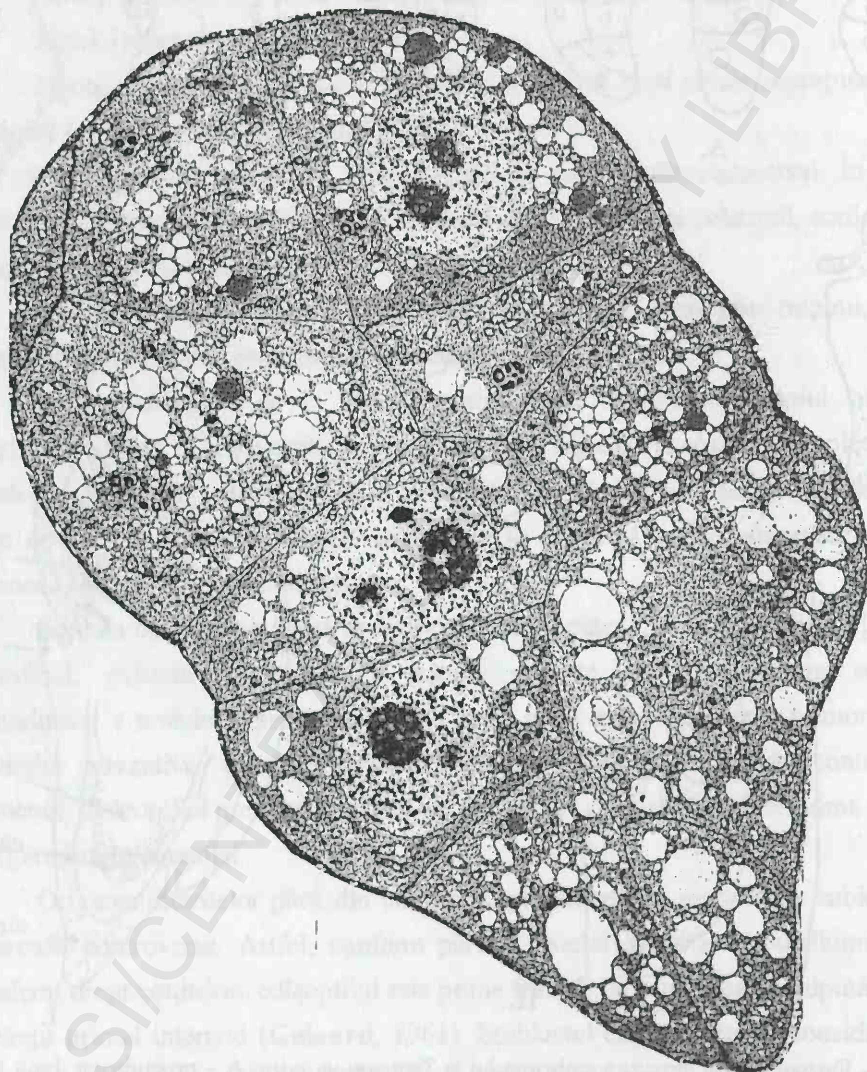


Fig. 93 – Ultrastructura embrionului de la grâu *Triticum aestivum* (d. Roland şi Roland, 1987)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

(**Pankow** şi **Guttenberg**, 1957); aceştia propun acceptarea termenului de mezocotil pentru unitatea alcătuită din scutellum şi coleoptil. Natura foliară a coleoptilului a fost subliniată şi de **Reeder** (1953) la *Streptochaeta* (o graminee primitivă), la care coleoptilul are forma unei frunze cu marginile libere.

Din punct de vedere ultrastructural, celulele embrionului aflat în stadii timpurii de dezvoltare au caractere meristematice. Nucleul este mare, sferic, situat central, cu cromatină granulată şi nucleol vizibil. Vacuolele sunt numeroase, dar foarte mici. Plastidele conţin numeroase granule de amidon mici şi sunt dispuse în apropierea nucleului. Pereţii celulari sunt foarte subţiri, iar citoplasma este foarte densă (fig. 93).

VII. 3. 4. TIPURI DE SUSPENSORI AI EMBRIONULUI

La majoritatea angiospermelor suspensorul nu îndeplineşte un rol special, în afară de acela că împinge embrionul în albumen unde este înconjurat de celule ce conţin rezerve energetice. La sfârşitul dezvoltării embrionare suspensorul degenerează. În mod special, la unele plante celulele suspensorului cresc foarte mult şi dau naştere la o formaţiune haustorială ce pătrunde printre celulele albumenului.

Guinard (1882) (fig. 94) descrie modificări ale suspensorului la plante din familia *Fabaceae.* La unele specii din subfamilia *Mimosaceae,* suspensorul lipseşte, iar proembrionul are formă sferică sau ovoidală, fiind format din celule fără o organizare aparte. Speciile de *Soja* şi *Trifolium* au un suspensor rudimentar, format din 3 sau patru celule. La *Pisum,* suspensorul este format din 4 celule dispuse în cruce, cele dinspre polul micropilar fiind alungite, iar celelalte mai mult sau mai puţin sferice; toate celulele suspensorului sunt plurinucleate. La *Lupinus pilosus,* suspensorul este mult alungit, iar unele din celulele acestuia se detaşează de embrion şi rămân libere în zona micropilară a sacului embrionar. La *Ononis,* suspensorul este format dintr-un şir de celule foarte mari, ce conţin substanţe de rezervă. La *Phaseolus*, suspensorul este masiv, iar diferenţa dintre celulele sale şi cele ale embrionului propriu-

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

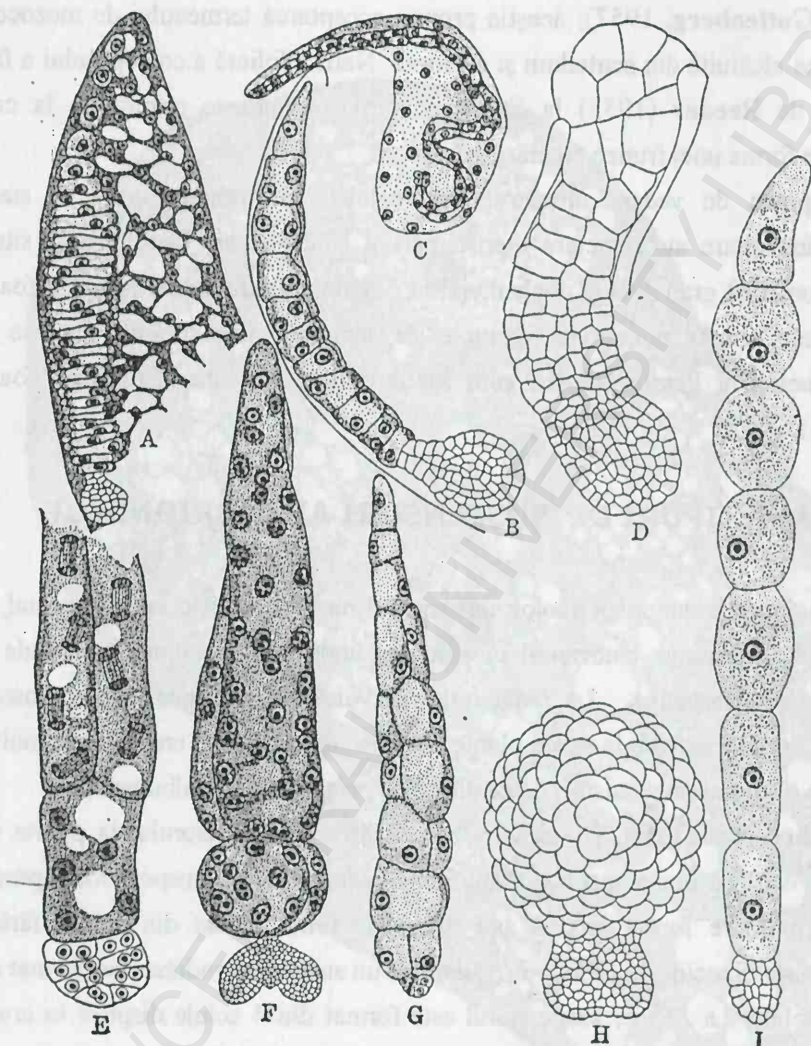


Fig. 94 – Modificări ale suspensorului la leguminoase: A – *Lupinus pilosus* – zona superioară a sacului embrionar (suspensorul este format dintr-un şir de celule aplatizate; cele terminale se detaşează); B – *L. luteus* – celulele suspensorului sunt binucleate; C – *L. subcarnosus* – suspensor alungit, format din cca. 20 perechi de celule, D – *Phaseolus multiflorus* suspensor masiv; E, F – *Pisum sativum* şi *Orobus angustifolius* – suspensor format din celule mari, plurinucleate; G – *Cicer arietinum* – suspensor biseriat; H – *Cytisus laburnum* – suspensor în formă de ciorchine; I – *Ononis fruticosa* – suspensor uniseriat, format din celule foarte mari, cu granule de amidon (d. Maheshwari, 1950)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

zis nu este totdeauna uşor de făcut. În sfârşit, la *Cytisus* suspensorul este sferic, masiv, cu aspectul unui ciorchine de strugure.

Suspensorul de la *Rubiaaceae* are nu numai rolul de a împinge embrionul în masa albumenului, ci şi un rol temporar de haustor, el preluând substanţele nutritive depozitate în albumen şi transportându-le la embrion.

La *Corydalis,* celula bazală a proembrionului bicelular suferă numeroase diviziuni nucleare (cariocineze), neurmate de citocineze, devenind astfel plurinucleată. Celula apicală se divide mitotic şi dă naştere la un filament format din trei celule, dintre care cele două dinspre celula bazală vor contribui la formarea suspensorului.

Variabilitatea morfologică şi structurală a suspensorului este considerabilă şi în cadrul familiei *Orchidaceae*. Astfel, la speciile genurilor *Epipactis* şi *Listera* suspensorul lipseşte, în timp ce la alte specii acesta are forme şi mărimi foarte variate. La *Spathoglottis* şi *Goodyera,* celula bazală a proembrionului creşte mult şi uneori proemină prin micropil. Suspensorul de la *Eulophia* formează structuri alungite, veziculoase la capete, orientate în diferite direcţii (fig. 95). La *Phalenopsis,* suspensorul creşte foarte mult, iese prin micropil şi în final ajunge să înconjoare embrionul.

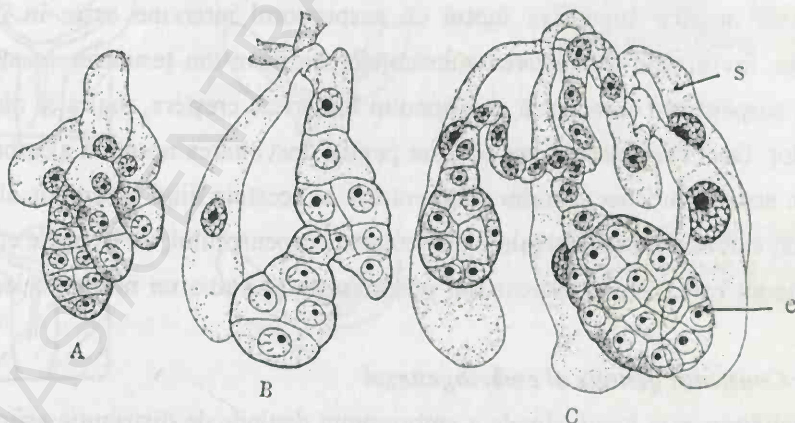


Fig. 95 – Embrionii şi suspensorul la *Eulophia epidendraea:* e – embrion, s – suspensor (d. Maheshwari, 1950)

➤ ***Rolul suspensorului***

Cercetări recente au arătat că dezvoltarea embrionului este influenţată de suspensor. Într-adevăr, creşterea embrionilor izolaţi şi introduşi în culturi „in vitro" este favorizată de suspensor. Acesta este indispensabil creşterii în stadiile precoce de dezvoltare embrionară (stadiul globular şi stadiul cordiform), însă nu mai are nici un efect asupra acesteia în stadiile tardive de dezvoltare care, de altfel, coincid şi „in vivo" cu începutul degenerării suspensorului.

Suspensorul are rol în hrănirea embrionului. De multe ori el prezintă celule de tip haustorial, ce pătrund în ţesutul matern, sau invaginaţii ale celulelor parietale caracteristice celulelor de transfer. Toate acestea au rolul de a facilita transportul nutrienţilor.

Pe cale experimentală s-a demonstrat că injectând zaharoză radioactivă în zona din ţesutul unei seminţe situată în partea opusă a suspensorului, aceasta s-a regăsit în mare parte în suspensor şi în celulele embrionare din vecinătatea sa. Suspensorul produce gibereline în anumite stadii critice din dezvoltarea embrionului, iar „in vitro" s-a confirmat faptul că giberelinele exogene stimulează creşterea embrionară.

Toate acestea sugerează faptul că suspensorul intervine activ în hrănirea embrionului, favorizând mobilizarea substanţelor nutritive din ţesuturile materne. De asemenea, suspensorul furnizează embrionului factori de creştere, mai ales din grupa giberelinelor. Deci suspensorul este necesar pentru dezvoltarea normală a embrionului mai ales în stadiile precoce, ulterior rolul nutritiv al acestuia fiind preluat de albumen. Dimpotrivă, embrionul matur reprimă dezvoltarea suspensorului, iar în unele cazuri, in care embrionul este distrus suspensorul poate creşte şi forma un nou embrion (ca la *Eranthis*).

➤ ***Controlul genetic al embriogenezei***

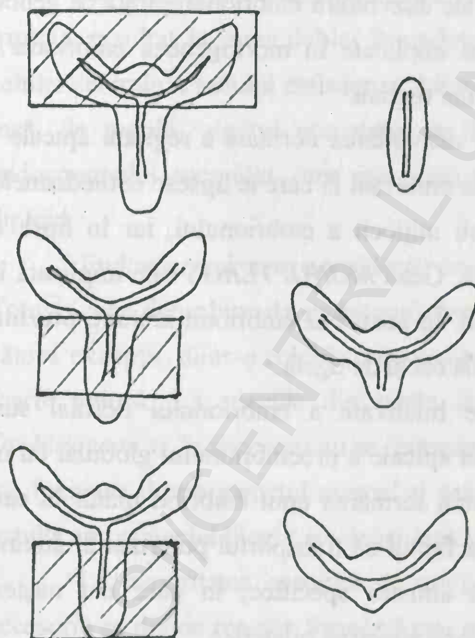
Stabilirea axei longitudinale a embrionului depinde de distribuţia asimetrică a organitelor în citoplasma oosferei. După fecundaţie această asimetrie este accentuată de redistribuirea reticulului endoplasmatic, a plastidelor şi a mitocondriilor. Prima

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

diviziune asimetrică a zigotului formează deci două celule cu conţinut citoplasmatic diferit, a căror evoluţie va fi diferită.

La plante, celulele somatice introduse în cultură pe mediu artificial pot forma embrioni perfect normali, ceea ce denotă faptul că în nucleul lor se află întreaga informaţie genetică necesară derulării embriogenezei. Totuşi, studii genetice recente, efectuate asupra unor mutanţi ce conţin gena letalităţii embrionare (*sin*), indică faptul că semnalele din ţesutul de origine maternă sunt indispensabile pentru dezvoltarea normală a embrionului. De exemplu, un embrion cu două alele mutante *sin/sin* se dezvoltă într-un sporofit heterozigot *sin/+* se dezvoltă normal, în timp ce un embrion

fenotip sălbatic fenotip mutant



Gena GURKE – este necesară pentru dezvoltarea domeniului apical

gena FACKEL – este necesară pentru dezvoltarea domeniului central

gena MONOPTEROS – este necesară pentru dezvoltarea domeniului bazal

Fig. 96 – Genele mutante ce afectează organizarea embrionului la *Arabidopsis*: zonele haşurate reprezintă porţiunile afectate de mutaţia genei notată în dreapta (d. Mayer, 1997)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

heterozigot *sin*/+ într-un sporofit dublu mutant *sin*/*sin* prezintă un plan de organizare anormal. Este vorba deci de o mutaţie în ţesuturile de origine maternă care afectează dezvoltarea embrionară. Alela normală + (care nu a suferit mutaţia) prezentă, în primul caz, în ţesuturile materne produce o substanţă morfogenă ce difuzează până la embrion, căruia îi controlează dezvoltarea (**Kleiman**, 2001).

Studiul morfologic al embriogenezei la *Arabidopsis* arată că, încă din stadiile timpurii de dezvoltare, de-a lungul axei embrionare se stabilesc trei regiuni (domenii) fiecare controlată de o genă specifică (**Mayer**,1997) (fig. 96). Rolul acestor regiuni în realizarea planului general de organizare a embrionului a fost studiat pe plantule mutante, la care lipseşte unul sau altul din organele corespunzătoare unei astfel de regiuni.

Studiile efectuate în stadii precoce ale dezvoltării embrionare arată că genele *GURKE, FACKEL* şi *MONOPTEROS* sunt implicate în morfogeneza embrionară; fiecare din acestea controlează dezvoltarea unei regiuni.

Gena *GURKE* este necesară pentru dezvoltarea normală a regiunii apicale a embrionului. Mutaţia ei determină apariţia de embrioni la care le lipsesc cotiledoanele. Gena *FACKEL* determină formarea regiunii mijlocii a embrionului, iar în lipsa ei cotiledoanele apar inserate direct pe radiculă. Gena *MONOPTEROS* este implicată în dezvoltarea regiunii inferioare a embrionului. În acest caz embrionii mutanţi prezintă numai cotiledoane, fiind lipsiţi atât de radiculă cât şi de tigelă.

În realizarea planului de simetrie bilaterală a embrionului normal sunt implicaţi şi factori hormonali. Tratarea zonei apicale a proembrionului globular cu un inhibitor al transportului de auxină determină formarea unui embrion matur la care cotiledoanele sunt fuzionate. De aici rezultă faptul că transportul polarizat al auxinei induce apariţia diviziunilor în cele două situsuri specifice, în care iau naştere primordiile cotiledonare, ceea ce duce la apariţia simetriei bilaterale.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VIII. DEZVOLTAREA ŞI STRUCTURA ENDOSPERMULUI LA GIMNOSPERME SI ANGIOSPERME

Endospermul numit şi albumen la angiosperme este un ţesut de rezervă în care se acumulează substanţe nutritive ce servesc ca sursă de hrană pentru embrion.

La *gimnosperme*, endospermul, de tip primar, este haploid şi provine din dezvoltarea gametofitului femel, ale cărui celule se divid şi acumulează substanţe de rezervă.

La *angiosperme* endospermul secundar se formează din zigotul accesoriu triploid, rezultat în urma dublei fecundaţii, prin unirea unui gamet mascul cu nucleul celulei centrale a sacului embrionar. Momentul începerii diviziunilor acestuia variază; însă, de regulă, zigotul accesoriu se divide înaintea zigotului principal. Nucleii endospermului secundar sunt mai întâi triploizi şi apoi, în general, revin la tipul diploid.

Endospermul este considerat de unii autori ca fiind un al doilea embrion. Totuşi, spre deosebire de embrionul propriu-zis, celulele endospermului provin, cu câteva excepţii, dintr-o celulă cu nucleu triploid şi posedă o capacitate de diferenţiere foarte redusă. La speciile din unele familii de angiosperme (*Podostemonaceae, Orchidaceae şi Trapaceae*) nu se formează endosperm. La unele orhidee (*Vanilla*) are loc fuziunea dintre gametul mascul şi celula centrală, nucleul astfel format se divide, rezultă câţiva nuclei liberi care degenerează.

La majoritatea speciilor de angiosperme, la care există endosperm, zigotul accesoriu se divide repetat, formând mai mulţi nuclei înconjuraţi de citoplasma sacului embrionar. La început diviziunile sunt sincrone şi fiecare mitoză este orientată transversal faţă de axa de simetrie a sacului embrionar. Cariocinezele nu sunt urmate totdeauna de citocineze şi, în funcţie de perioada de apariţie a pereţilor celulari, se

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

cunosc trei tipuri principale de formare a endospermului secundar: nuclear, celular şi helobial.

VIII. 1. ENDOSPERMUL NUCLEAR

Se caracterizează prin faptul că primele diviziuni ale zigotului nu sunt însoţite de citocineze şi, ca atare, nu se formează pereţi celulari (fig. 97). La început endospermul secundar este reprezentat de o masă plasmatică plurinucleată. În cursul dezvoltării acestuia nucleii, în număr tot mai mare, sunt împinşi spre periferia sacului embrionar, unde se găsesc incluşi într-o masă citoplasmatică, fiind localizaţi în jurul unei vacuole centrale foarte mari. Doar în regiunea chalazală a sacului embrionar, acolo unde se găseşte embrionul, se pot observa cantităţi mai mari de citoplasmă.

Dacă la început diviziunile nucleilor au loc sincron, ulterior de observă o anumită decalare între acestea, în aşa fel încât la un moment dat se pot observa nuclei în diferite etape ale mitozei. Pe măsură ce endospermul creşte pot apărea „valuri" de diviziuni ce se desfăşoară de la polul chalazal spre cel nuclear; pe laturile sacului embrionar se observă un strat subţire de nuclei. În final încep să apară şi pereţii despărţitori, prin diferenţierea unei plăci celulare ce progresează de la periferie spre centrul sacului embrionar şi de la vârful acestuia spre bază. Astfel, primii pereţi celulari se edifică aproape întotdeauna în regiunea micropilară a sacului embrionar.

După poziţia lor, nucleii endospermului pot fi diferiţi ca formă şi dimensiuni. De exemplu, nucleii chalazali pot fi mai mari decât cei micropilari, ceea ce s-ar putea datora fie unei creşteri mai accentuate a dimensiunilor lor (*Colutea, Ranunculus* şi unele *Cistaceae*), fie unei fuziuni a nucleilor alăturaţi (*Primula, Tilia, Malus* şi unele *Asteraceae*). Deosebiri între nucleii endospermului există şi în ceea ce priveşte forma şi numărul nucleolilor. Astfel, putem distinge trei tipuri de nuclei: cu mai mulţi nucleoli mici, cu nucleoli mici şi cu nucleoli mijlocii, sau cu nucleoli mici dar cu 1 – 3 nucleoli foarte mari.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

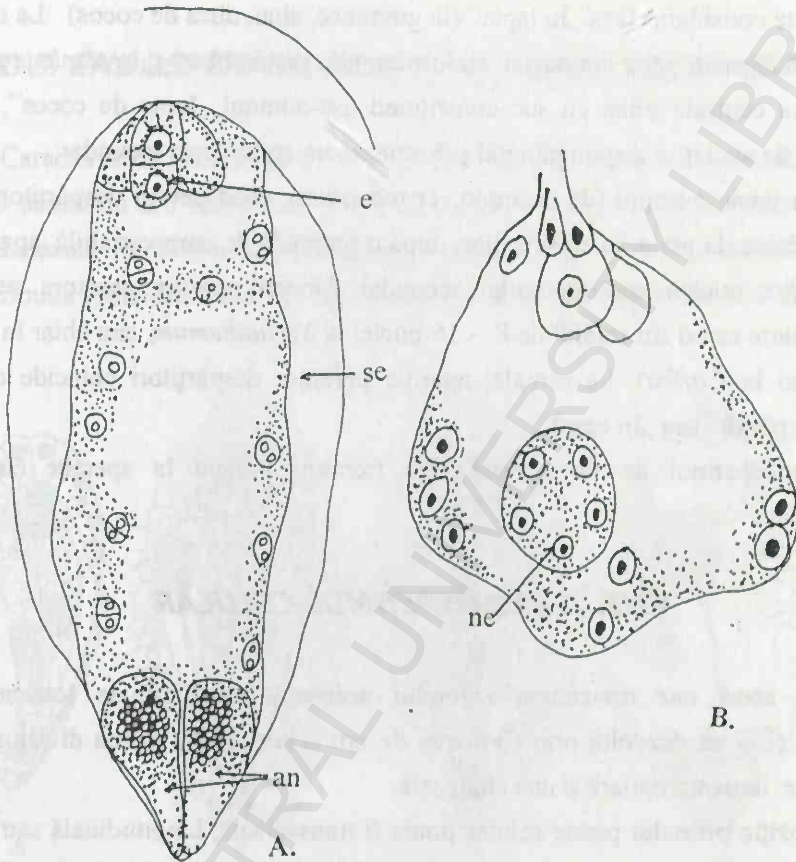


Fig. 97 – Formarea endospermului nuclear la *Pulsatilla montana* (A) și *Musa errans* (B): an – antipode, e – embrion, ne – nuclei ai endospermului, se – sac embrionar (d. Rădulescu – Mitroiu, 1976)

Deoarece un număr mare de nucleoli într-un nucleu reprezintă un indiciu privind duplicarea cromozomală, se pare că aceste anomalii s-ar datora unui grad înalt de poliploidie a endospermului.

Numărul diviziunilor libere ale nucleilor endospermali variază la diferite specii: la *Primula, Malva, Juglans, Malus, Citrus* ş. a. putem observa mai multe sute sau chiar mii de nuclei lângă pereții sacului embrionar. Acest stadiu, când sacul embrionar este plin cu nuclei liberi într-un lichid lăptoc ce conține proteine, lipide și

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

amidon, este considerat faza „în lapte" (la graminee, alun, nuca de cocos). La nuca de cocos cea mai mare parte din nucleii endospermului rămân liberi şi în sămânţa matură, cavitatea sa centrală plină cu suc constituind aşa-numitul „lapte de cocos", iar un număr mic de nuclei se dispun parietal şi formează un endosperm secundar.

Cu unele excepţii (de exemplu, *Tropaeolum*), când pereţii despărţitori nu se formează deloc, la majoritatea speciilor, după o perioadă de timp variabilă, apar pereţi celulari între nucleii endospermului secundar. Uneori apariţia acestora se poate produce foarte rapid (în stadiul de 8 – 16 nuclei la *Xeranthemum*, sau chiar în stadiul de 4 nuclei la *Coffea*). La cereale, apariţia pereţilor despărţitori coincide cu faza numită „în pârgă" sau „în ceară".

Endospermul de tip nuclear este frecvent întâlnit la speciile cu ovule crassinucelate.

VIII. 2. ENDOSPERMUL CELULAR

În acest caz diviziunile zigotului accesoriu sunt urmate totdeauna de citocineze şi el se dezvoltă prin formarea de noi celule. După prima diviziune apar două celule: una micropilară şi una chalazală.

Poziţia primului perete celular poate fi transversală, longitudinală sau oblică, însă este constantă pentru o specie dată şi are importanţă în distribuţia viitoare a rezervelor nutritive.

La *Adoxa moschatellina* (fig. 98 A - C), primul perete celular se formează paralel cu axa lungă a sacului embrionar; a doua diviziune este, de asemenea, verticală, formându-se patru celule mari, cilindrice; următoarea diviziune este transversală, rezultând opt celule dispuse pe două etaje; a patra diviziune este tot transversală, iar următoarele se desfăşoară neregulat.

La *Centhranthus,* primul perete este vertical (fig. 98 D), însă poate fi şi oblic. Şi în acest caz, după fiecare diviziune apar pereţi ce despart celulele fiice nou formate.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

VIII. 3. ENDOSPERMUL DE TIP HELOBIAL (INTERMEDIAR)

Caracteristica acestui tip de endosperm constă în aceea că prima diviziune a zigotului accesoriu are loc inegal, printr-un perete transversal. Se formează astfel o celulă chalazală mică şi una micropilară mare, din care vor lua naştere celulele endospermului secundar. Comportarea celor două celule este foarte diferită. De regulă,

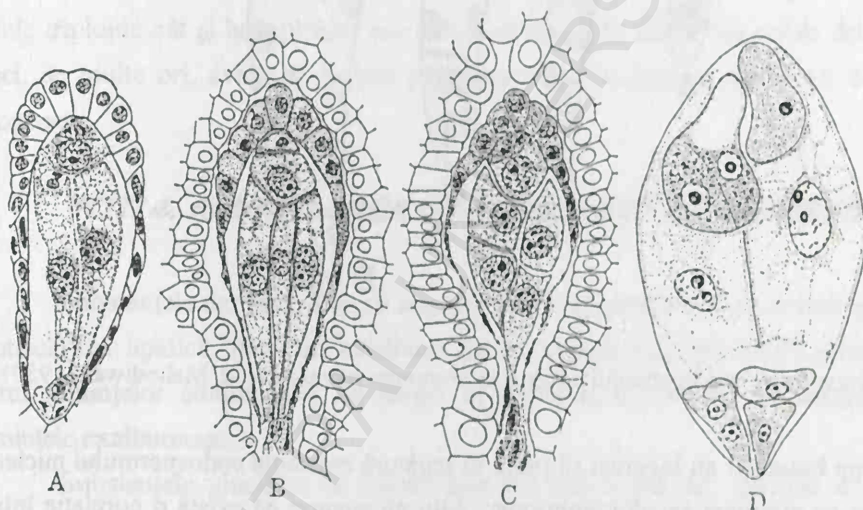


Fig. 98 – Dezvoltarea endospermului celular la *Adoxa moschatellina* (A – C) şi *Centhranthus macrsiphon* (D) : în ambele cazuri prima diviziune se face printr-un perete longitudinal (D. Maheshwari, 1950)

în celula micropilară au loc numeroase diviziuni nucleare libere, în timp ce în cea chalazală nucleii rămân nedezvoltaţi sau suferă doar câteva diviziuni.

Endospermul de tip intermediar se întâlneşte la unele monocotiledonate, cum ar fi cele din ordinul *Helobiales*, precum şi la unele dicotiledonate din familiile *Ranunculaceae, Rosaceae* ş.a.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

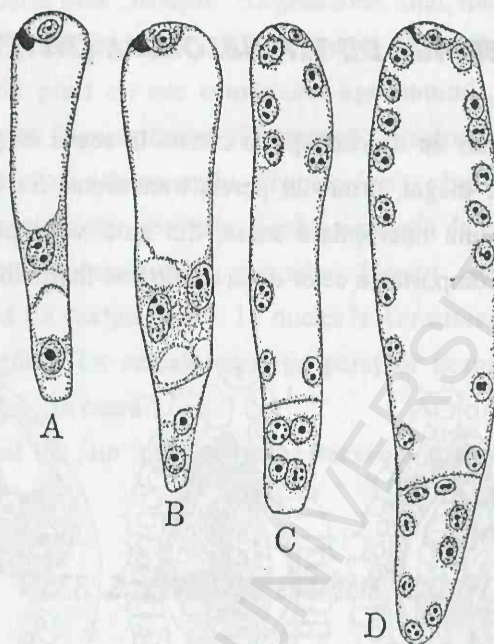


Fig. 99 – Dezvoltarea endospermului helobial la *Eremurus himalaicus* (d. Maheshwari, 1950)

Unii botaniști au încercat să pună în legătură existența endospermului nuclear sau celular cu mărimea sacului embrionar. Alții au sugerat că există o corelație între tipul de endosperm și ritmul de creștere embrionului. Astfel, plantele la care creșterea și dezvoltarea embrionului se face repede au endosperm de tip nuclear, iar cele la care embrionul are o creștere mai lentă prezintă un endosperm de tip celular. Există și cazuri în care nu se poate constata o astfel de corelație între creșterea embrionului și tipul de endosperm secundar.

Majoritatea autorilor consideră însă că tipul nuclear de endosperm este cel mai primitiv, sensul evolutiv mergând spre tipul celular. Acest punct de vedere rămâne discutabil, deoarece ambele tipuri de endosperm se găsesc atât la reprezentanți ai familiilor primitive, cât și la cei ai celor considerate evoluat.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

x

x x

Numărul de cromosomi ai celulelor endospermului este variabil. De regulă el corespunde cu tipul de structură a sacului embrionar în care se formează endospermul. În cazul clasic, în care cei doi nuclei polari, se contopesc cu gametul mascul pentru a forma zigotul accesoriu, celulele endospermului sunt, cel puţin iniţial, triploide. La *Fritillaria*, unde există patru nuclei polari celulele endospermului sunt pentaploide. De regulă numărul de garnituri cromozomale nu este constant pentru toate celulele ce intră în alcătuirea unui endosperm. Astfel, în acelaşi endosperm se pot întâlni atât celule triploide cât şi hexaploide, sau celule pentaploide alături de celule decaploide. Deci, de multe ori, avem de a face cu endosperme mozaicate din punct de vedere citogenetic.

VIII. 4. ACUMULAREA DE SUBSTANŢE DE REZERVĂ

Substanţele de rezervă ce se acumulează în seminţe pot fi de natură glucidică, proteică sau lipidică. Ele sunt localizate fie în celulele endospermului secundar (în cazul seminţelor albuminate), fie direct în embrion, în celulele cotiledoanelor (la seminţele exalbuminate).

Substanţele glucidice se depun frecvent sub formă de granule de amidon stocate în amiloplaste (în albumenul cerealelor, de exemplu) sau sub formă de manane şi xiloglucane localizate în pereţii hipertrofiaţi ai celulelor din albumenul de la *Allium, Asparagus, Pheonix,* sau în celulele cotiledoanelor de la *Tropaeolum*.

Substanţele proteice, deseori sub formă insolubilă, sunt stocate în corpi proteici (incluziuni celulare delimitate de membrană simplă). Aceştia sunt prezenţi în cotiledoanele de la leguminoase, în endospermul de la cereale etc. În acest ultim caz, proteinele se găsesc sub formă de granule de aleuronă în în stratul de celule ce delimitează albumenul de tegumentul seminal.

Lipidele se depozitează sub formă de picături de trigliceride înconjurate de un strat de fosfolipide. Aceste picături lipidice sau oleosomi se depozitează frecvent în

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

celulele cotiledoanelor (*Brassicaceae, Poaceae*), rareori în endosperm (*Ricinus*).

Căile de sinteză şi acumulare a amidonului şi a proteinelor de rezervă sunt cunoscute. Amidonul este sintetizat în albumen pornind de la zaharoza din ţesuturile materne. Aceasta este degradată până la glucoză şi fructoză în celulele albumenului; apoi aceste două hexoze sunt convertite la glucoză – 1 – fosfat, care interacţionează cu o moleculă de ATP pentru a forma ADP – glucoză, care este transportată în amiloplaste. Pornind de la ADP – glucoză două enzime diferite intervin în sinteza amilozei şi amilopectinei, care sunt cei doi constituenţi ai macromoleculei de amidon. Sinteza amidonului este controlată de fluxul de metaboliţi, în sensul că expresia genelor ce codează enzimele – cheie, responsabile de sinteza acestuia, este indusă de zaharoză.

Proteinele de rezervă sunt produse în reticulul endoplasmatic granular (REg) şi depozitate în cavităţile acestuia. Ulterior, porţiuni ale REg se pot dilata şi evolua direct în corpi proteici; în acest mod se formează granulele de amidon din albumenul multor cereale. În alte cazuri (la *Fabaceae*), proteinele tranzitează prin aparatul Golgi şi ajung în vezicule care fuzionează cu vacuolele. În timpul deshidratării vacuolele se fragmentează şi formează corpii proteici.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IX. APOMIXIA

Formarea unui nou organism în urma fecundaţiei poartă numele de ***amfimixie*** (gr. *amphi* = ambii, *mixis* = amestec), iar formarea embrionilor şi apoi a organismelor noi fără fecundaţie se numeşte ***apomixie*** (gr. *apo* = fără, în afară, *mixis* = amestec).

Prima definiţie a apomixiei a fost dată de **Winkler** (1934); el considera apomixia ca „înlocuitor al reproducerii sexuate printr-un proces asexuat". Însă această definiţie nu excludea înmulţirea vegetativă, foarte frecventă în regnul vegetal. În 1937 Darlington propune o nouă definiţie a apomixiei, ca reprezentând „dezvoltarea asexuată a seminţelor, nelegată de alternanţa fazelor nucleare sau de contopirea nucleilor şi celulelor din care se dezvoltă un nou sporofit".

Apomixia poate fi o trăsătură permanentă, transmisă ereditar a unei specii sau poate apărea întâmplător, în anumite condiţii date. De asemenea, există specii (precum cele de *Hieracium, Erigeron*) la care reproducerea sexuată coexistă cu apomixia.

Datorită faptului că formele de manifestare a apomixiei sunt numeroase şi foarte variate au existat mai multe tipuri de clasificare şi interpretări ale acestora. Dacă se consideră apomictice acele forme de înmulţire care, după aspectul exterior se seamănă cu formele de amfimixie, dar totdeauna lipseşte procesul fecundaţiei, iar meioza este înlocuită de mitoză, deosebim următoarele tipuri principale de apomixie: aposporia, partenogeneza, apogamia, embrionia adventivă, poliembrionia şi partenocarpia.

IX. 1. APOSPORIA

Se caracterizează prin formarea gametofitului femel (sacul embrionar) diploid fără o macrosporogeneză normală. Sacul embrionar ia naştere din celula mamă fără a avea loc diviziunea reducţională a celulelor arhesporale şi, ca atare, macrosporii rezultaţi nu mai sunt haploizi, ci diploizi numiţi pseudospori.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Când sacii embrionari aposporici iau naştere din celule generative (arhesporale) fără meioză, vorbim de aposporie generativă, iar când aceştia se formează din celule somatice ale ovulului, vorbim de aposporie somatică.

- Aposporia generativă (diplosporia). Plantele apomictice diplospore se deosebesc de cele ce se înmulţesc pe cale sexuată numai după modificările macrosporogenezei. La prima diviziune meiotică (reducţională) nu mai are loc înjumătăţirea numărului de cromozomi.
- Aposporia somatică a fost descrisă de **Rosenberg** în 1907 la specii ale genului *Hieracium*. În acest caz sacii embrionari iau naştere din celule situate în apropierea celulei macrosporogene sau din celule situate în regiunea chalazală şi chiar integumentară. Aposporii iniţiali cresc rapid, se vacuolizează, nucleii sunt mai mari, cu mai mulţi nucleoli. Prima diviziune este o mitoză normală.

La unele specii (aparţinând speciilor *Hieracium, Crepis, Potentilla, Rubus, Malus*), sacul embrionar aposporic ia naştere dintr-o celulă situată în vecinătatea celulei macrosporogene, pe care o distruge în timpul creşterii. La maturitate, acesta conţine opt celule diploide. Embrionul se formează din oosfera diploidă, iar descendenţii sunt identici din punct de vedere genetic cu planta mamă. La *Hieracium*, atât formarea embrionului, cat si dezvoltarea endospermului au loc fără fecundaţie (**Koltunow** şi colab., 1998). La majoritatea speciilor la care se manifestă fenomenul de aposporie este necesară totuşi fecundarea nucleului central al sacului embrionar (esenţială pentru formarea endospermului şi dezvoltarea normală a seminţelor), chiar dacă embrionul se formează direct, fără fecundaţie.

La alte specii (*Panicum*), sacul embrionar aposporic matur are doar patru nuclei, iar uneori, pe lângă sacul embrionar diploid se formează şi unul normal, haploid. În general, numărul nucleilor variază de la patru până la maxim şaisprezece. Numărul sacilor embrionari poate varia de la unul până la optsprezece (la *Coreopsis bicolor*).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

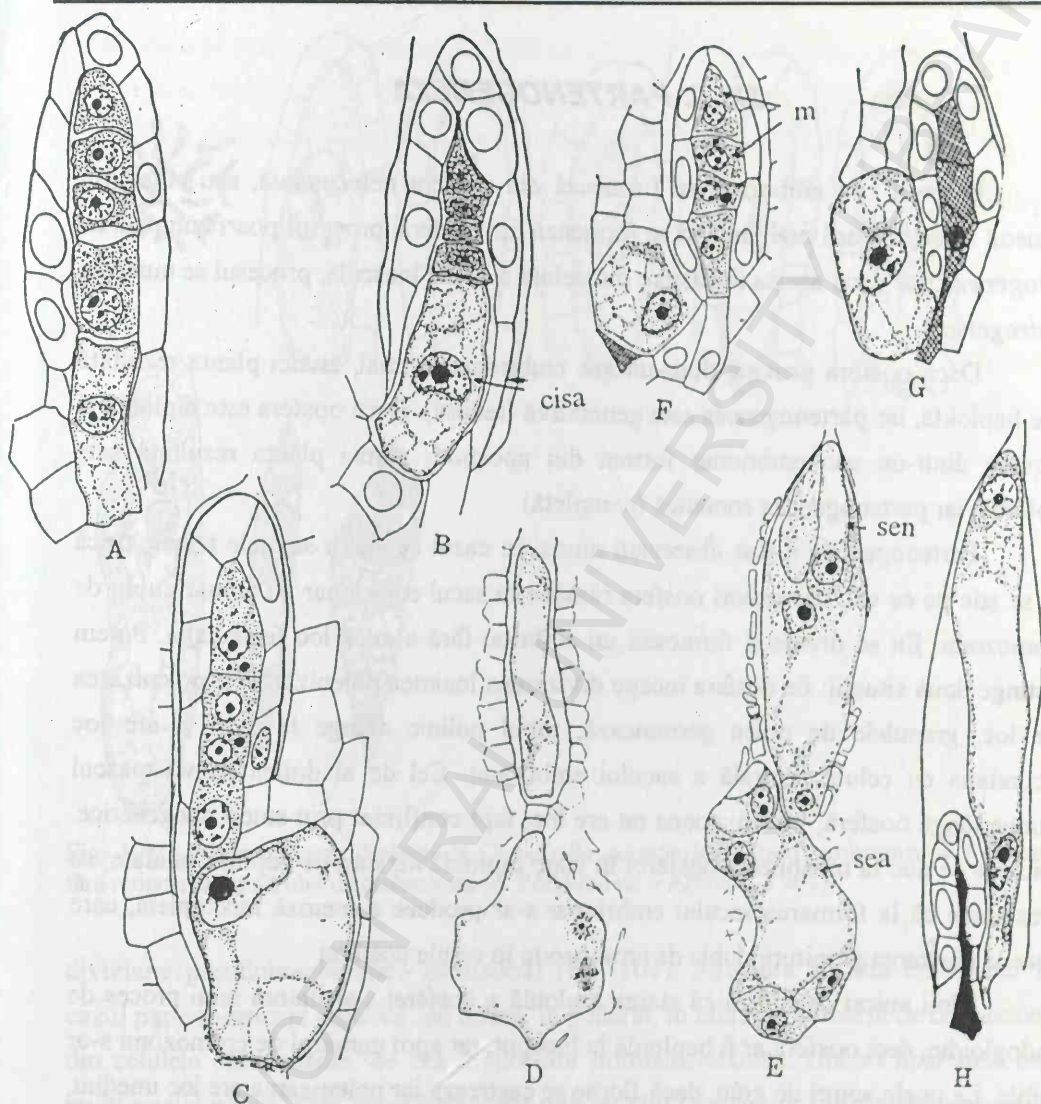


Fig. 100 – Dezvoltarea sacului embrionar aposporic la *Hieracium excellens* (A – E) și *H.. flagellare* (F – H): A – nucelă cu tetradă de macrospori (se observă creșterea unei celule din nucelă apropiată de macrosporul chalazal), B – degenerarea tetradei de macrospori, C – creșterea celulei chalazale, D – sac embrionar normal și sac embrionar aposporic, E – doi saci embrionari complet dezvoltați, F – H – stadii de dezvoltare ale sacului embrionar aposporic și degenerarea sacului embrionar normal: cisa – celulă inițială a sacului embrionar aposporic, m – macrospori, sea – sac embrionar aposporic, sen – sac embrionar normal (d. Maheshwari, 1950)

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

IX. 2. PARTENOGENEZA

În acest caz embrionul se formează din oosfera nefecundată, sau chiar din gametul mascul. Dacă noul individ se formează din oosferă, procesul poartă numele de *ginogeneză*, iar dacă acesta ia naştere din celula sexuală masculă, procesul se numeşte *androgeneză*.

Dacă oosfera provine dintr-un sac embrionar normal, atunci planta rezultată este haploidă, iar partenogeneza este generativă (redusă). Dacă oosfera este diploidă şi provine dintr-un sac embrionar format din apospori, atunci planta rezultată este diploidă, iar partenogeneza somatică (completă).

Partenogeneza a fost observată numai în cazul celulelor sexuale femele. Încă nu se ştie pe ce căi, dar uneori oosfera rămâne în sacul embrionar cu număr dublu de cromozomi. Ea se divide şi formează un embrion fără a avea loc fecundaţia. Putem distinge două situaţii: fie oosfera începe diviziunea înaintea polenizării, fie polenizarea are loc, granulele de polen germinează, tubul polinic ajunge la ovul şi are loc fecundaţia cu celula centrală a sacului embrionar. Cel de al doilea gamet mascul ajunge lângă oosferă, însă fuziunea nu are loc, fapt confirmat prin studii citogenetice. Cauzele ce duc la menţinerea oosferei în stare diploidă nu sunt pe deplin elucidate; se presupune că la formarea sacului embrionar s-ar produce o meioză incompletă, care duce la păstrarea garniturii duble de cromozomi în celula oosferei.

Unii autori consideră că starea diploidă a oosferei s-ar datora unui proces de endoploidie, deci oosfera ar fi haploidă la început, iar apoi numărul de cromozomi s-ar dubla. La unele soiuri de grâu, dacă florile se castrează iar polenizarea are loc imediat, atunci se obţin embrioni normali, rezultaţi în urma fecundaţiei. Dacă însă polenizarea se face mult mai târziu, fecundaţia nu mai are loc, iar embrionii formaţi sunt apomictici.

Partenogeneza diploidă este legată, deseori, de dezvoltarea unui polen steril şi de formarea sacului embrionar cu eliminarea meiozei. Aceasta este înlocuită de o

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

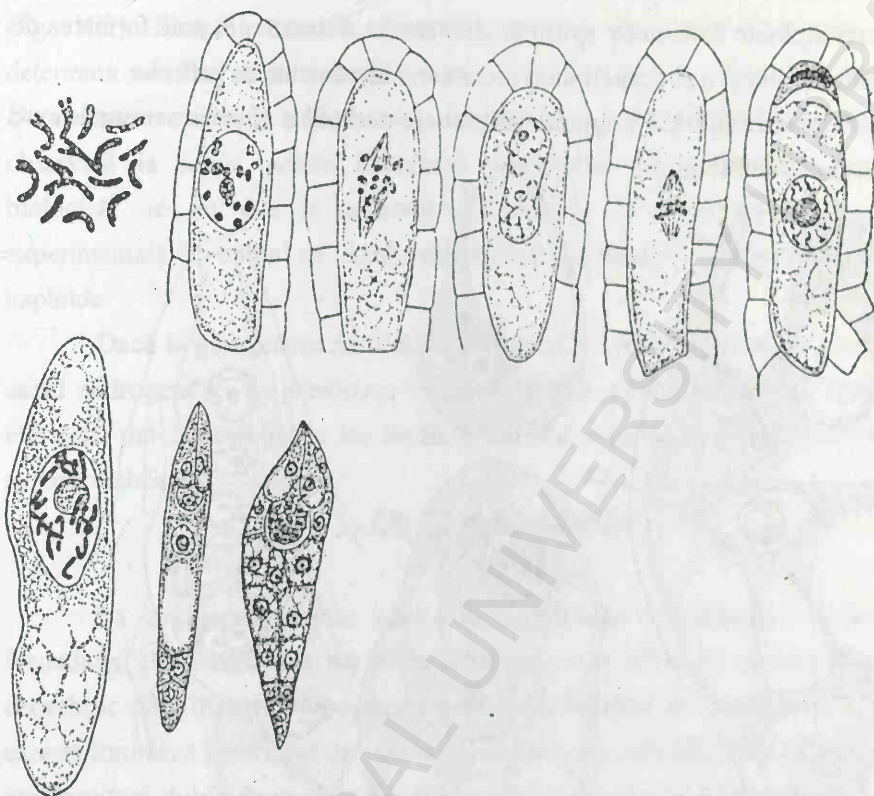


Fig. 101 – Partenogeneza diploidă la *Chondrilla acantholepis*: sacul embrionar se formează fără reducerea numărului de cromozomi (d. Poddubnaia – Arnoldii, 1964)

diviziune pseudohomeotipică (somatică) (fig. 101). Structura sacului embrionar în cazul partenogenezei diploide, nu diferă, în general, în afară de numărul de cromozomi din celulele componente, de cea a speciilor normale, sexuate. Uneori apar însă mai mulți nuclei polari, care nu se contopesc unii cu alții (*Antennaria alpina*); se observă, de asemenea, o modificare a polarității elementelor din sacul embrionar, cu deplasarea aparatului oosferic în poziție laterală, sau chiar în partea inferioară a acestuia.

La unele specii partenocarpice de *Alchemilla,* micropilul se închide cu mult înainte de ajungerea la maturitate a sacului embrionar, pătrunderea tubului polinic în ovar fiind astfel împiedecată. O piedică și mai mare pentru fecundație, în cazul

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

partenogenezei diploide de la unele specii de *Alchemilla, Taraxacum*, este formarea de timpurie a embrionului şi a endospermului secundar, chiar înainte de înflorire.

Partenogeneza diploidă asigură o perpetuare normală a speciei, seminţele care iau naştere în final fiind fertile.

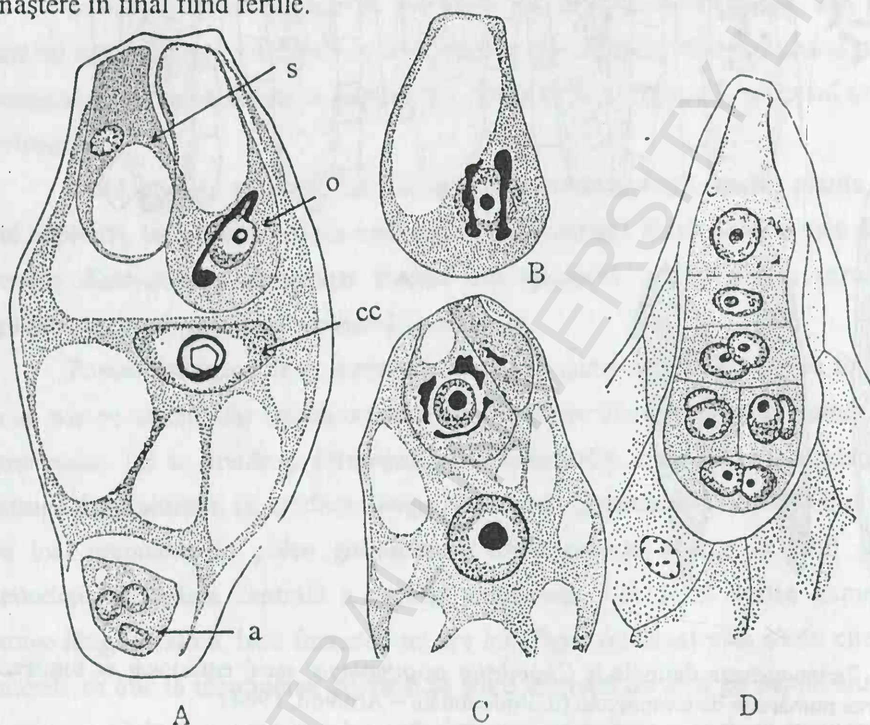


Fig. 102 – Partenogeneza haploidă la *Solanum nigrum* după polenizare cu polen de la *S. luteum*: A – sac embrionar matur de *Solanum nigrum*; se observă oosfera (o), o sinergidă (s), antipode (a) şi celula centrală (cc), B – oosferă cu două spermatii, C – partea superioară a sacului embrionar; se observă spermatiile degenerate în oosferă, D – embrion tânăr format fin oosfera nefecundată (d. Maheshwari, 1950)

Partenogeneza haploidă (nereducţională), reprezentată fie de ginogeneză, fie de androgeneză, reprezintă o cale anormală de reproducere a plantelor, în urma căreia rezultă descendenţi sterili sau cu o fertilitate mult redusă. Spre deosebire de partenogeneza diploidă, cea haploidă nu este ereditară. În cazul ginogenezei, formarea zigotului din oosfera haploidă are loc după polenizare, fără ca fecundaţia să aibă loc

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

(fig. 102). Simpla stimulare mecanică produsă de creşterea tubului polinic ar determina oosfera să intre în diviziune. Acest tip de reproducere a fost descris la *Datura stramonium* şi la *Zea mays*. Reproducerea prin androgeneză haploidă a fost observată la tutun, aceste observaţii deschizând noi perspective în cercetarea biologică, ce au dus la elaborarea tehnicilor de androgeneză şi ginogeneză experimentală (în culturi *in vitro*) mult utilizate în prezent pentru obţinerea de plante haploide.

Dacă la ginogeneza naturală mecanismul formării embrionului este elucidat, în cazul androgenezei se presupune că tubul polinic pătrunde în ovul, spermatia este eliberată, dar fecundaţia nu are loc; oosfera este substituită de spermatie din care ia naştere embrionul.

IX. 3. APOGAMIA

La angiosperme, prin apogamie se înţelege dezvoltarea embrionului, fără fecundaţie, din alte celule ale sacului embrionar în afară de oosferă (fig. 103). Se deosebesc două tipuri de apogamie, funcţie de numărul de cromozomi ai celulei din care se formează embrionul: *apogamie somatică* sau diploidă, când celula embriogenă are garnitură dublă de cromozomi şi *apogamie generativă* sau haploidă, când celula embriogenă ere o singură garnitură de cromozomi.

Apogamia este un fenomen destul de rar şi controversat. Acest proces nu are o importanţă majoră în reproducerea plantelor, însă relaţia sa cu apomixia este interesantă şi are legături clare cu procesele de diferenţiere, specializare şi totipotenţa celulelor vegetale.

Primul caz de apogamie a fost descris de **Murbeck,** în 1902, la *Alchemilla serricata* la care s-a observat formarea unui embrion dintr-o oosferă diploidă şi a altui embrion dintr-o sinergidă. La *Allium odorum* s-a observat formarea embrionilor atât din sinergide cât şi din antipode, în timp ce la unele specii partenogenetice de *Hieracium,* aceştia se formează fie numai din sinergide, fie numai din antipode.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

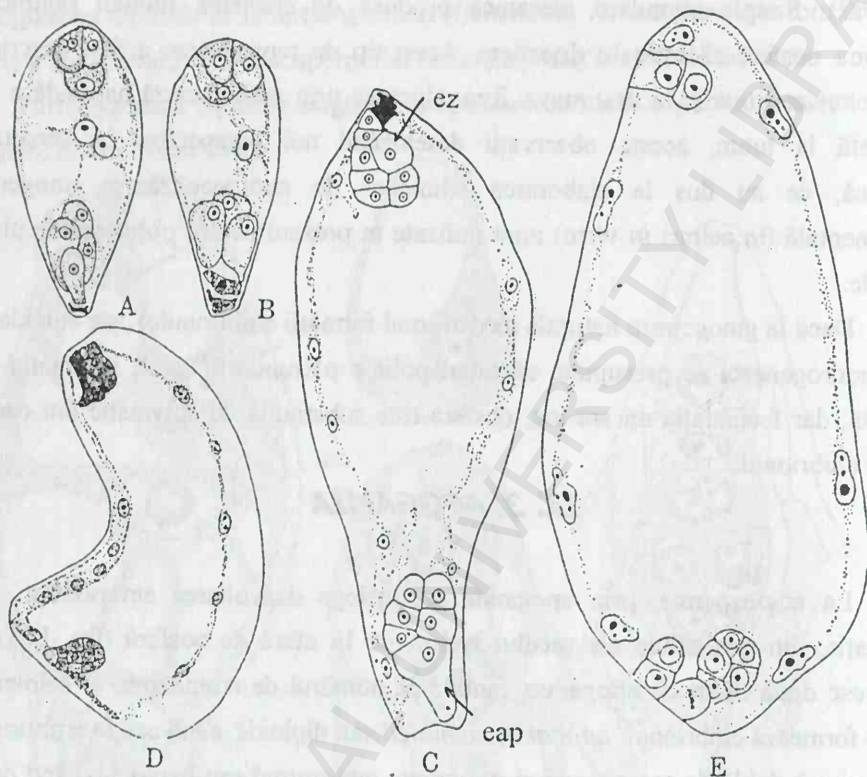


Fig. 103 – Formarea embrionilor din antipode: A, B – sac embrionar de *Ulmus glabra*: se observă celule antipodale asemănătoare cu oosfera, C – formarea embrionului zigotic (ez) la polul micropilar şi a celui apomictic (eap) la polul chalazal, D – *Alium odorum* – sac embrionar cu doi embrioni (unul zigotic şi unul apomictic), E – *Elatostema sinuatum* – sac embrionar cu patru embrioni (trei apomictici, rezultaţi din antipode – jos - şi unul zigotic – sus) (d. Maheshwari, 1950)

Formarea mai multor embrioni într-un sac embrionar este un fenomen destul de frecvent şi va fi descris la subcapitolul legat de poliembrionie.

Mult mai rară este apogamia generativă şi cazurile de apariţie a plantelor haploide alături de cele normale (ca la unele soiuri de *Linum usitatissimum* şi *Oryza sativa*, precum şi la specii de *Lilium*).

Embrionii haploizi de la *Lilium* se deosebesc de cei diploizi prin dimensiunile mai mici ale acestora şi prim faptul că majoritatea degenerează, fără a da naştere la

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

plante mature; numai în rare cazuri aceştia devin plante haploide (**Cooper**, 1943).

Comparativ cu partenogeneza, apogmia are o incidenţă mult mai redusă în lumea plantelor.

IX. 4. EMBRIONIA ADVENTIVĂ

Se întâlneşte numai la angiosperme şi se caracterizează prin aceea că embrionii iau naştere numai din celule diploide (somatice) ale ovulului. Acestea pot fi celule ale nucelei (embrionia nucelară) sau ale integumentelor (embrionia integumentară). Embrionia adventivă poate fi complet autonomă, deci independentă de polenizare şi fecundaţie, sau poate fi indusă de unul din aceşti factori.

- Embrionia nucelară: embrionii ce se dezvoltă din celulele nucelei se deosebesc de cei formaţi din zigotul principal (rezultat în urma fecundaţiei) prin lipsa suspensorului şi modificări ale simetriei acestora. De regulă, embrionul normal se dezvoltă în acelaşi timp cu embrionii adventivi, într-o sămânţă matură găsindu-se mai mulţi embrioni; de aceea embrionia adventivă este legată de poliembrionie (Fig. 104).

  Pe măsură ce sămânţa ajunge la maturitate, unii embrioni (uneori chiar şi cel zigotic) degenerează, astfel încât, dintr-o sămânţă se dezvoltă mai puţine plantule faţă de numărul iniţial de embrioni. De exemplu, la *Citrus trifoliata*, deşi iniţial iau naştere cca. 30 de embrioni, din seminţe ies două, maxim trei plantule. Dacă embrionul zigotic moare, toate acestea sunt apomictice, fertile şi identice din punct de vedere genetic cu planta mamă.
- Embrionia integumentară, ca şi cea nucelară, poate fi întâmplătoare sau constantă, autonomă sau indusă. În acest caz embrionii se dezvoltă din celule ale integumentului intern al ovulului, care apoi pătrund în sacul embrionar, unde îşi continuă dezvoltarea.

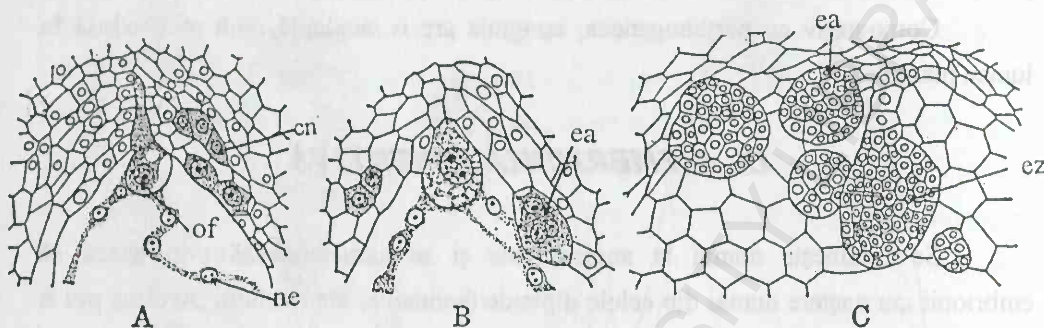


Fig. 104 – Dezvoltarea embrionilor adventivi la *Citrus trifoliata*: A – regiunea micropilară a sacului embrionar: se observă oosfera fertilizată (of), nucleii din endosperm (ne) şi celule ale nucelei (cn) mai mari, cu nuclei centrali şi citoplasmă densă din care se vor forma embrionii adventivi, B – formarea embrionilor adventivi (ea), C – embrionul zigotic (ez) cu suspensor şi embrionii adventivi (ea) fără suspensor (d. Maheshwari, 1950)

Embrionii rezultaţi pe această cale se dispun fie în apropierea aparatului oosferic (*Citrus, Euonimus latifolius*), fie în alte regiuni ale sacului embrionar (*Alium odorum*).

Atât embrionii proveniţi din nucelă, cât şi cei proveniţi din integument dau naştere la indivizi viabili, fertili.

IX. 5. POLIEMBRIONIA

O caracteristică de bază a angiospermelor este formarea seminţelor cu un singur embrion. Totuşi, la unele specii apar, după cum am văzut, şi seminţe cu mai mulţi embrioni. Este mai frecventă la gimnosperme decât la angiosperme şi apariţia ei poate fi determinată de mai multe cauze.

Se cunosc mai multe tipuri de poliembrionie, însă cea mai completă este cea dată de **Schnarf** (1929) şi modificată de **Poddubnaia – Arnoldi** (1964). După această clasificare se deosebesc două categorii de embrionie:

1. poliembrionie falsă, când embrionii iau naştere în saci embrionari diferiţi;

2. poliembrionie propriu-zisă, când embrionii apar în acelaşi sac embrionar.

Poliembrionia este, de regulă, o trăsătură constantă a unei specii, rareori ea fiind accidentală (întâmplătoare). Nu întotdeauna seminţele astfel formate au mai mulţi embrioni, uneori majoritatea embrionilor degenerează, unul singur ajungând la maturitate.

Poliembrionia falsă este un fenomen teratologic ce se întâlneşte în cazurile în care mai multe ovule fuzionează în stadii timpurii de dezvoltare a ovarului. În fiecare din cele 2-3 nucele ia naştere câte un sac embrionar în care se formează un embrion normal, zigotic. Se întâlneşte la specii ale genurilor *Pyrus, Malus* şi la unele plante semiparazite, cum ar fi *Loranthus europaeus, Viscum album.*

Un alt caz de poliembrionie falsă ar fi acela în care se formează mai mulţi saci embrionari într-un ovul, fie datorită dezvoltării mai multor celule macrosporogene dintr-un arhespor pluricelular (ca la *Fragaria, Galium*), fie datorită diferenţierii mai multor macrospori funcţionali (*Lilium, Fagus, Alchemilla*), fie prin formarea de saci embrionari normali şi aposporici din celulele nucelare ale aceluiaşi ovul (*Hieracium*).

Poliembrionia propriu-zisă se manifestă prin apariţia mai multor embrioni în acelaşi sac embrionar, din zigot sau din proembrion, ori în urma embrioniei nucelare sau integumentare (fig. 105. Mai frecvent este primul caz, când formarea embrionilor suplimentari are loc prin clivarea zigotului sau a proembrionului, acest tip de poliembrionie fiind întâlnit atât la gimnosperme cât şi la angiosperme. Apariţia embrionilor pe această cale constă în formarea unei mase de celule embrionare din zigot; ulterior, din aceste celule, se formează mai mulţi embrioni. O altă modalitate constă în „înmugurirea" celulelor apicale ale proembrionului, ca la *Nicotiana rustica*.

Embrionii se pot forma şi din alte celule ale sacului embrionar, cel mai adesea din sinergide care devin asemănătoare cu oosfera şi, fie sunt fecundate de un gamet mascul dintr-un tub polinic suplimentar, fie se dezvoltă fără fecundaţie.

La numeroase specii de angiosperme s-au găsit plante gemene, provenite din aceeaşi sământă. În seminţele în care sunt mai mulţi embrioni, aceştia nu se află toţi în

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

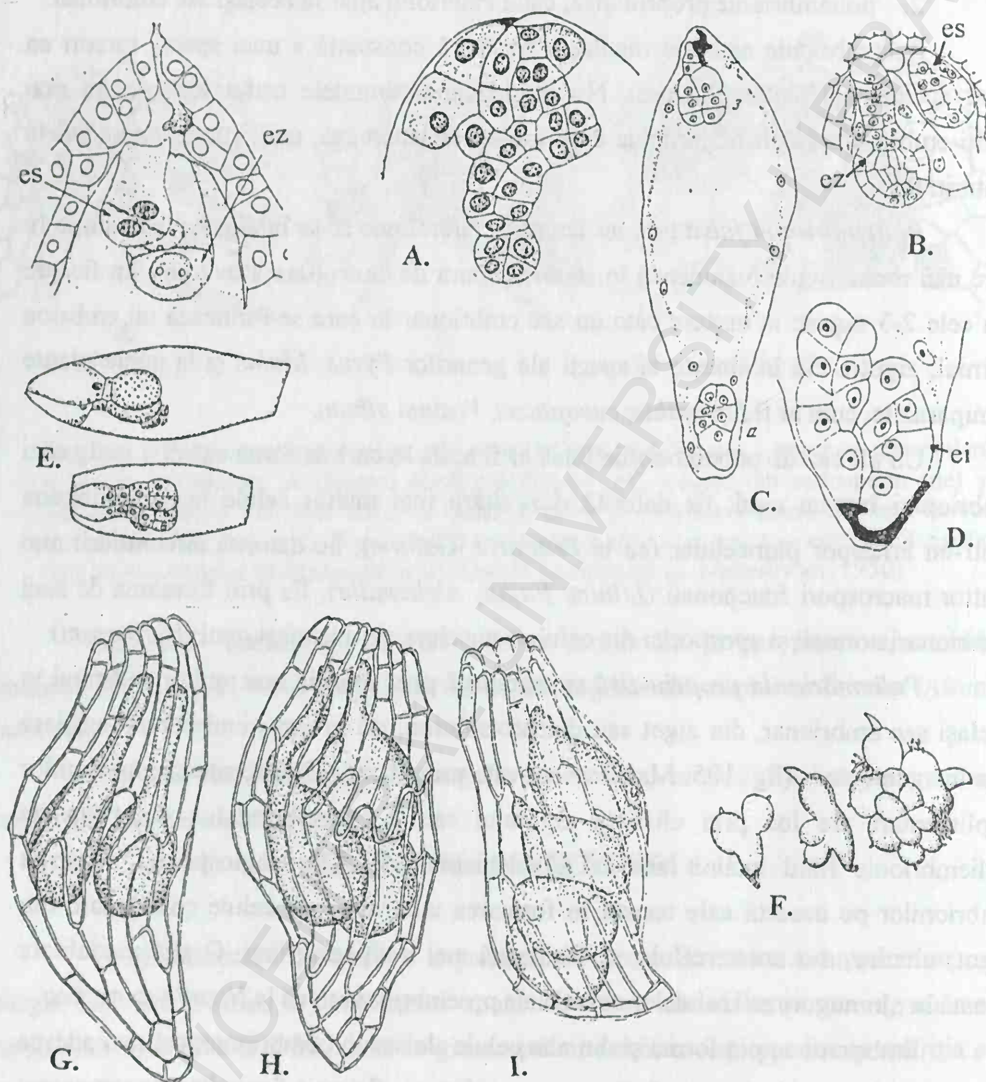


Fig. 105 – Poliembrionia: A – formarea a trei embrioni dintr-o oosferă fecundată la *Erythronium americana*, B – embrioni din oosferă (ez) și din sinergide (es) la *Lilium martagon*, C – embrion zigotic și antipodial la *Ulmus glabra*, D – *Potentila reptans* – embrioni ce se formează din oosferă și din integumente (ei), E – embrioni din oosferă și sinergide la *Calanthe veitchii*, F – „înmugurirea" embrionului de *Calanthe veitchii*, G – I – semințe cu 2, 3 și 4 embrioni la *Zygopetalum mackay* (d. Poddubnaia – Arnoldi, 1964)

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

acelaşi stadiu de dezvoltare (unii sunt foarte bine dezvoltaţi şi vor forma plantule, alţii sunt mai slab dezvoltaţi, iar alţii complet nedezvoltaţi); acest fapt de datoreşte accesului diferit la sursele de nutriţie. Numărul de embrioni/sământă este foarte variat: 1 până la 20 la *Eugenia cariophyllata*, 1 până la 5 la *Myricaria*.

Referitor la poliembrionie, **Carman** (1997) sugerează că numeroase specii de angiosperme utilizează frecvent mai multe modalităţi de reproducere, în raport cu condiţiile de viaţă. Multe specii care în mod normal se reproduc sexuat recurg câteodată şi la alte modalităţi de înmulţire (apomixie), acestea putând să reprezinte şi un punct de plecare pentru speciaţie.

IX. 6. PARTENOCARPIA

Pentru dezvoltarea fructului este necesar ca mai întâi să aibă loc polenizarea, fecundaţia şi dezvoltarea seminţelor. De regulă, fructul începe să se formeze după fecundaţie, iar formarea seminţelor are loc în paralel cu creşterea acestuia. La unele specii însă, fructele se formează chiar dacă fecundaţia nu a avut loc, iar ovulele, în loc să dea naştere la seminţe, degenerează. Dezvoltarea fructelor fără formarea de seminţe poartă numele de partenocarpie sau partenosporie, iar fructele se numesc partenocarpice.

În mod natural, partenocarpia apare la portocal, lămâi, grepfruit, măr, păr, unele soiuri de struguri (din care se obţin stafidele), smochin ş.a.

Partenocarpia este de două tipuri: *indusă*, când pentru formarea fructului este necesară polenizarea, ca factor declanşator şi *autonomă*, când formarea fructelor are loc independent de acest proces.

La speciile partenocarpice, dezvoltarea polenului şi a sacului embrionar poate avea loc normal, sau ele pot degenera într-un anume moment al dezvoltării. Lipsa seminţelor din acest tip de fructe se datorează, de obicei, degenerării seminţelor după formarea sacului embrionar (unele soiuri de *Pyrus* şi *Cerasus*)sau a unei dezvoltări incomplete a seminţelor (unele varietăţi de *Ananas sativa* şi *Caryca papaya*). La alte

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

specii, cum ar fi arborele de cacao (*Theobroma cacao*), în sacii embrionari normal dezvoltaţi se atrofiază numai oosfera, însă endospermul se diferenţiază; se formează astfel seminţe lipsite de embrioni.

La soiul *Corinth negru* de viţă-de-vie, din boabele căruia se obţin stafide, în sacul embrionar oosfera şi celula centrală degenerează, deşi polenul este fertil. Polenizarea are loc, tubul polinic ajunge la ovar, unde stimulează formarea fructelor. Avem de-a face deci cu un fenomen de partenogeneză indusă. La alte soiuri de viţă-de-vie folosite tot pentru obţinerea stafidelor (*Sultanina, Perleta,* ş.a.), are loc fenomenul de stenospermocarpie. În acest caz, după fecundaţie, zigotul principal rămâne în repaus şi apoi avortează, iar zigotul accesoriu dă naştere unor celule care se înmulţesc foarte mult. Din aceste celule nu se formează alte celule, dar dimensiunile bacei cresc.

La citrice, partenocarpia dă posibilitatea obţinerii de fructe mai mari şi cu calităţi gustative sporite de portocal ş mandarin, datorită unui grad înalt de sterilitate a gametofitului mascul şi femel.

Studiul partenocarpiei a stat în atenţia a numeroşi autori, care au încercat să explice cauzele apariţiei acestui fenomen. Abordarea fiziologică în studiul partenocarpiei a dus la elaborarea unei teorii noi – „teoria hormonală", conform căreia cantitatea mare de auxine din ovar stimulează dezvoltarea fructelor fără participarea polenului. Astfel, s-a constatat că fructele partenocarpice de portocal, lămâi ş.a conţin, în stadiile timpurii de dezvoltare, o cantitate mai mare de auxine decât fructele normale, cu seminţe. Astfel, factorul genetic ce declanşează partenocarpia este acela care determină menţinerea unui nivel relativ mare al factorului de creştere în timpul antezei şi imediat după aceasta.

În practică se foloseşte partenocarpia indusă, prin utilizare de substanţe chimice, mai ales produşi de substituţie ai acizilor benzoic şi fenoxilic: acidul indolilbutiric (IBA), acidul naftoxiacetic (ANA) etc.

X. EMBRIOLOGIE EXPERIMENTALĂ

Plantele haploide posedă o garnitură simplă de cromozomi şi provin dintr-o celulă a gametofitului mascul sau a celui femel. Obţinerea acestora reprezintă o etapă necesară pentru crearea de indivizi homozigoţi. În acelaşi timp, haploidizarea este o cale eficientă de scurtare a ciclului de dezvoltare al unei plante.

Prima plantă haploidă a fost semnalată de Blakeslee şi colab., în 1922, la *Datura stramonium*. În urma cercetărilor efectuate ulterior s-au elaborat diferite metode de lucru, cu particularităţi pentru fiecare specie, care permit obţinerea de haploizi „in situ". Începând cu anul 1964, după fundamentarea tehnicilor specifice culturilor "in vitro" au început să apară primele culturi de antere şi microspori pe mediu gelozat. Ulterior, culturile de ovare şi embrioni au dus la obţinerea de rezultate interesante.

X. 1. ANDROGENEZA EXPERIMENTALĂ

X.1.1. Cultura de antere

O anteră tânără conţine, în ţesutul sporogen, celulele mamă ale granulelor de polen. Fiecare celulă mamă (diploidă) produce, în urma meiozei, patru celule haploide (microspori), ce rămân grupate în tetrade. Aceste celule sunt iniţial unite printr-un strat de caloză care ulterior este dezintegrat în urma activităţii unor enzime (calază, β 1,3 glucanază).

Cultura de antere nu duce la obţinerea de embrioni şi apoi de plante haploide decât dacă este efectuată într-un stadiu precis de dezvoltare a acestora. La graminee, de exemplu, anterele trebuie să fi prelevate în stadiul în care conţin microspori unicelulari, după sinteza de ADN. La tutun (*Nicotiana tabacum*) momentul optim de prelevare a anterelor este în timpul celei de a doua mitoze.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Pentru a uşura prelevarea anterelor în stadiul optim de dezvoltare este necesar să se stabilească un indiciu morfologic precis al acestuia; se poate folosi lungimea petalelor florii, poziţia florii în spicul de grâu etc. La tutun momentul optim de recoltare este atunci când petalele au aceeaşi lungime; în acest stadiu anterele sunt închise, tapetul în curs de dezintegrare, iar granulele de polen uni- sau bicelulare, adică înainte sau în cursul primei mitoze.

Butonii florali sau inflorescenţele sunt plasate la frig (4 – 8 ^{0}C) timp de câteva zile şi apoi inoculate pe mediu gelozat pentru a forma plante haploide; acest tratament este eficient pentru specii ca *Nicotiana, Datura* şi pentru *Poaceae*. Dimpotrivă, în cazul cruciferelor tratamentul cu căldură ameliorează randamentul producerii de plante haploide. Una dintre condiţiile esenţiale ce trebuie îndeplinită pentru realizarea inducţiei este cantitatea de auxine şi de glucide. La cele mai multe specii, este nevoie de o doză crescută de zaharoză (60 mg/l pentru vinete, 120 mg/l pentru grâu şi mai mult pentru porumb). Efectul osmotic al zaharozei este esenţial pentru inducerea haploidiei, însă acesta nu este singurul mod de acţiune a acestei substanţe, fapt demonstrat de experimentele ce au dovedit că nu este posibilă înlocuirea zaharozei cu un agent osmotic activ, dar nemetabolizabil, cum este manitolul.

Adăugarea auxinelor în mediul de cultură este necesară la toate speciile; 2,4-D s-a dovedit a fi cel mai eficient dintre toate auxinele ce declanşează diviziunile microsporilor; ulterior acesta nu mai este necesar. Optimizarea procesului de androgeneză se bazează pe modificări aduse compoziţiei mediului de cultură (substanţe minerale, glucide, regulatori de creştere, agenţi de solidificare).

Prima diviziune mitotică este asimetrică. „In vitro" se disting diferite evoluţii posibile spre structuri pluricelulare (proembrioni), fie că intră în diviziune microspori uninucleaţi, fie binucleaţi. Ca regulă generală, celula vegetativă, care conţine majoritatea elementelor citoplasmatice este cea ce dă naştere embrionului. Embrionii conţin un singur tip de celule meristematice (embrionare) ce provin din această celulă.

Primele etape ale dezvoltării unui microspor ce a suferit inducţia se concretizează în apariţia unor structuri globulare de tip proembrionar. Ulterior, această

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

structură evoluează diferit, funcţie de condiţiile de cultură: fie dă naştere direct unei plantule (în cazul solanaceelor), prin manifestarea rapidă a polarităţii, fie formează un calus meristematic ce conservă parţial capacitatea de regenerare în condiţiile în care mediul suferă modificări.

Consecinţele acestei dezvoltări sunt foarte importante: dacă dezvoltarea plantulelor este directă, aberaţiile cromozomale sunt rare; dacă dezvoltarea plantulelor se face prin intermediul calusului, deci este indirectă, acest tip de aberaţii sunt mai frecvente. Acest aspect trebuie luat în considerare în cazul selecţiei.

Androgeneza experimentală este utilizată în practică pentru obţinerea de noi soiuri ale unor plante de cultură. Un astfel de exemplu îl reprezintă obţinere de linii homozigote la varză. Primul pas constă în obţinerea de embrioni haploizi; capacitatea embriogenetică variază în funcţie de varietatea testată şi chiar de liniile obţinute în cadrul aceleiaşi varietăţi. A doua etapă o reprezintă regenerarea de plante haploide pornind de la embrioni androgenetici. Mediul cel mai potrivit pentru acest proces îl reprezintă mediul B5 suplimentat cu kinetină şi cu concentraţie scăzută în glucoză. După inducerea caulogenezei, rizogeneza poate fi indusă pe mediul B5 suplimentat cu auxine. A treia etapă constă în obţinerea de plante diploide din plantele haploide şi dobândirea fertilităţii acestora. Circa 60% din plantele obţinute pot fi diploidizate în urma tratamentului cu colchicină. La varza albă şi la varza de Bruxelles, 40% din exemplarele haploide suferă un proces de diploidizare spontană. La aceste exemplare, dacă polenizarea este făcută înainte de înflorire, seminţele obţinute sunt viabile.

La varietăţile de varză la care procesul de androgeneză, pornind de la cultura de antere, este de intensitate redusă se poate folosi cultura de microspori izolaţi pentru a creşte eficacitatea formării plantelor haploide. Metodele moderne sunt mai puţin laborioase decât cele tradiţionale şi permit obţinerea unui număr mai mare de embrioni şi plante haploide. În plus, formarea primilor embrioni androgenetici este mai rapidă în cazul cultivării de microspori(2 – 3 săptămâni) decât în cazul culturii de antere (4 – 5 săptămâni).

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

X.1. 2. Cultura de microspori (granule de polen)

Microsporii sunt foarte numeroşi într-o anteră. O mare parte dintre aceştia nu se pot dezvolta datorită competiţiei. Deoarece mediul din interiorul anterei nu este propice pentru desfăşurarea procesului de androgeneză, sau poate avea chiar un efect inhibitor asupra acestuia, cultura pe mediu artificial a microsporilor reprezintă una din primele direcţii de cercetare în androgeneza experimentală. Tehnica actuală nu dă însă rezultate decât la un număr redus de specii.

Metoda a fost testată de Nitsch (1974) la *Nicotiana tabacum* şi constă în următoarele etape: anterele prelevate sunt plasate pe mediul de precultură pentru 4-7 zile, timp în care se deschid. Ulterior microsporii sunt filtraţi şi centrifugaţi, după care sunt introduşi într-un mediu lichid ce conţine o cantitate foarte mare de glutamină (500 mg/l). Cercetări recente au creat posibilitatea de a obţine microspori izolaţi fără etapa de precultură. Este suficient ca microsporii să fie ţinuţi în apă distilată înainte dea fi plasaţi pe mediul de cultură. Aceeaşi metodă poate fi aplicată şi în cazul altor specii de *Nicotiana* şi la specii de *Datura*.

X. 2. GINOGENEZA EXPERIMENTALĂ

Dacă cultura de antere a făcut obiectul a numeroase lucrări ştiinţifice, cultura gametofitului femel nu a dat rezultate satisfăcătoare până de curând. Celulele gametofitului femel (sacul embrionar matur) sunt haploide. Cultura de ovare permite, uneori, obţinerea de plantule haploide la orz, grâu, secară, tutun, petunie, gerbera şi unele cucurbitaceae. Dezvoltarea haploizilor este asemănătoare cu cea a plantelor obţinute prin androgeneză, numai că nu prezintă variaţiile observate în cazul regenerării pe cale masculă.

În concluzie, metodele de obţinere a haploizilor la plantele de cultură sunt numeroase şi presupun o mare varietate de tehnici. Obţinerea unor astfel de plante ridică două tipuri de întrebări:

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

- Din punct de vedere fundamental, care sunt mecanismele fiziologice ce la ceea ce se consideră a fi o anomalie în dezvoltare?
- Din punct de vedere practic, cum se poate scurta timpul de realizare a unui haploid? Cum se pot crea haploizi şi la alte specii?

În cazul androgenezei „in vitro", toate stadiile de la microspor la embrion sunt observabile. Pentru reuşita acestei metode, condiţiile de creştere a plantei mamă sunt determinante. Studii precise asupra rolului fotoperioadei, temperaturii şi a tratamentului cu regulatori de creştere au fost realizate pe *Nicotiana tabacum*. Astfel de studii sunt însă necesare pentru fiecare specie în parte, deoarece factorii genetici joacă un rol important.

Rămân însă numeroase întrebări fără răspuns: care sunt mecanismele inductoare ce acţionează asupra unor microspori şi ce anume provoacă transformarea lor ulterioară în embrioni? Întrebarea fundamentală se referă însă la tipul de dezvoltare morfogenetică a microsporului „in vitro". De ce dezvoltarea acestuia duce la formarea unui grup de celule de natură embrionară? Care este rolul meiozei în această determinare? Ce familii de gene sunt implicate? O abordare moleculară a acestei probleme va fi posibilă după perfecţionarea sistemelor experimentale pentru obţinerea unei culturi de microspori izolaţi, în care o parte din embrionii haploizi să aibă o dezvoltare sincronă.

X. 3. EMBRIOGENEZA SOMATICĂ

Formarea embrionului pornind de la celule somatice normale a fost obţinută în culturi *in vitro* pentru prima dată de **Reinert** (1958) la morcov şi de **Steward** şi colab. (1958) la mai multe specii de plante, aparţinând la diverse familii.

Formarea unui embrion nu mai trebuie considerată ca fiind apanajul zigotului rezultat în urma fecundaţiei. Embrionii pot proveni din celule diploide somatice, uneori chiar din celule haploide (ca în cazul androgenezei). În cazul culturilor *in vitro*

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

trebuie stabilit dacă plantulele obținute provin din embrioni somatici (embrioizi*) sau din dezvoltarea succesivă a unor muguri preexistenți.

Un embrion somatic trebuie să urmeze aceleași etape de dezvoltare ca și un embrion zigotic: stadiul globular, cordiform, de topilă etc. El se caracterizează prin structura sa bipolară, concomitent cu dezvoltarea apexurilor caulinar și radicular.

Embriogeneza somatică este un nou exemplu că fecundația, ca proces biologic fundamental, nu este indispensabilă pentru formarea unui nou organism. În același timp, embriogeneza somatică ilustrează conceptul de „totipotență" celulară, conform căruia în fiecare celulă vie ce intră în alcătuirea unui organism se află înscrisă toată informația genetică necesară constituirii acestuia. Însă, această însușire nu se poate manifesta oricând, ci numai în cazul în care celula este scoasă de sub influența celulelor vecine și plasată într-un mediu de cultură corespunzător.

Embriogeneza somatică pare a fi, cel puțin teoretic, o metodă ideală de multiplicare vegetativă. Din păcate, formarea embrioizilor, deși a fost semnalată la un număr relativ mare de specii, aparținând la diverse familii, nu poate fi generalizată pentru toate speciile și familiile de plante superioare. Primele rezultate au fost obținute la plante aparținând familiilor *Apiaceae* și *Solanaceae,* care se pare că au o predispoziție genetică pentru formarea embrionilor somatici; unii factori ereditari și tisulari necunoscuți încă, par a fi implicați în acest proces.

➤ ***Embriogeneza somatică la morcov*** (*Daucus carota*)

Această specie a făcut obiectul a numeroase experimente și discuții, dintre care unele au contribuit la conturarea și dezvoltarea unor concepte noi în embriologie. Experimentele de embriogeneză somatică la morcov au fost precedate de observații asupra neoformării mugurilor. **Nobecourt** (1946) a semnalat pentru prima dată formarea mugurilor adventivi pornind de la rădăcini de morcov cultivate *in vitro*. Rezultatele acestuia au fost însă dificil de reprodus. După cinci ani, **Levine** a obținut la rândul său muguri neoformați, a selecționat liniile celulare organogenetice și a

* termenul de embrioid este utilizat pentru a desemna embrionii somatici normali sau anormali obținuți în culturi *in vitro*

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

precizat condiţiile particulare în care aceştia au fost obţinuţi: repicarea frecventă a ţesutului în creştere activă pe un mediu ce conţine auxină şi transferarea ulterioară a acestuia pe un mediu fără substanţe de creştere.

Obţinerea de embrioizi la morcov pornind de la culturi de celule pe mediu lichid (**Steward**, 1958) reprezintă rezultatul a trei etape succesive:

1. punerea la punct a unei tehnicii de cultură pe mediu lichid şi stabilirea condiţiilor ce permit supravieţuirea şi creşterea maximală;
2. obţinerea în suspensie a unor celule izolate capabile de diviziune şi de formarea unor agregate celulare;
3. observarea fenomenelor de organogeneză (rizogeneză şi caulogeneză) şi formarea de embrioni somatici pornind de la aceste culturi celulare.

Concepţia lui **Steward**, rezultată în urma cercetărilor sale poate fi rezumată astfel: celulele somatice de la angiosperme sunt, într-adevăr, totipotente, aşa cum afirma **Haberland** încă în 1902; însă, pentru a putea realiza conversia unei celule somatice într-un zigot, trebuie îndeplinite următoarele condiţii: izolarea unei celule care devine astfel liberă de corelaţiile fiziologice şi de inhibiţiile exercitate *in situ* de celulele vecine din acelaşi ţesut; aportul unui complex de substanţe nutritive şi de factori de creştere, care în condiţii normale sunt furnizate de albumenul ce asigură dezvoltarea normală a unui zigot.

➤ ***Factorii ce influenţează embriogeneza somatică***

Aceşti factori sunt reprezentaţi de eliberarea faţă de inhibiţiile corelative exercitate de celulele înconjurătoare şi de substanţele de creştere din mediul de cultură.

a. rolul izolării celulare – **Halperin** (1966) constată că este posibilă dezvoltarea unor embrioni somatici din celulele agregatelor celulare; acestea din urmă vor avea rol nutritiv, furnizând celulelor superficiale, ce vor evolua în embrioizi, substanţele nutritive necesare dezvoltării. Plecând de la stadiul globular, proembrionii sunt capabili de dezvoltare autonomă, putându-se detaşa de agregatul original. Embriogeneza somatică nu necesită obligatoriu existenţa

BCU IAŞI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

unei suspensii celulare în mediu lichid; procesul poate avea loc şi pe mediu gelozat, cu condiţia ca celulele calusului să fie mai mult sau mai puţin disociate între ele.

b. Factorii nutritivi din mediul de cultură. Influenţa albumenului în dezvoltarea normală a embrionilor zigotici este foarte importantă. E aceea, în culturi *in vitro*, s-a încercat înlocuirea acestuia cu lapte de cocos (care reprezintă, după cum am văzut, un albumen nuclear în stare lichidă). Acesta a avut un efect favorabil asupra formării şi dezvoltării embrioizilor la mai multe specii. Însă embriogeneza somatică poate avea loc şi în lipsa laptelui de cocos. S-a sugerat că efectele acestuia variază în funcţie de stadiul de dezvoltare al embrioizilor: în stadii timpurii de dezvoltare a acestora, efectul nu este vizibil sau poate fi inhibitor; dimpotrivă, în stadiile ulterioare ale dezvoltării efectul poate fi stimulator. Acest efect diferit al laptelui de cocos îşi are echivalentul în dezvoltarea normală a embrionilor zigotici: în primele stadii de dezvoltare are loc formarea albumenului, care va avea un rol nutritiv pe parcursul dezvoltării embrionare. S-a demonstrat că formarea embrioizilor necesită prezenţa în mediul de cultură a azotului, fie sub formă de ioni amoniu, fie de ioni azotat. Creşterea concentraţiei compuşilor azotaţi în mediul de cultură stimulează embriogeneza somatică.

c. Acţiunea succesiunii mediilor de cultură asupra embriogenezei somatice. Pentru obţinerea de embrioizi este necesară pasarea materialului iniţial pe medii bogate în auxină, iar apoi pe un mediu ce nu conţine acest factor de creştere. Inducerea emriogenezei are loc pe ultimul mediu cu auxină, iar în continuare, pornind de la stadiul globular, dezvoltarea se continuă pe un mediu sărac în auxină (0,1 mg/l).

➤ ***Inducerea embriogenezei***

Totipotenţa celulară a celulelor izolate nu se poate exprima decât în condiţii particulare. În primele faze ale iniţierii unei culturi, anumite celule pot dobândi capacitatea de a-şi exprima această capacitate. Această transformare nu afectează toate

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

celulele, din cultura respectivă; rezultă astfel un amestec de celule dintre care unele au suferit procesul de inducție și altele nu. Capacitatea embriogenetică se poate pierde pe parcursul repicărilor succesive; scăderea concentrației de auxină poate împiedica acest proces.

Un alt factor ce influențează capacitatea embriogenetică a unei celule este gradul de ploidie al acesteia. Numai celulele diploide se constituie în agregate celulare din care se formează proembrioni.

Halperin (1966) semnalează că, în culturile pe mediu lichid, numărul cromozomilor este mult mai stabil decât în celulele calusului obținut pe mediul gelozat, ce conține lapte de cocos și 2,4 - D. În cursul repicărilor succesive, numai agregatele mici, de sub 75 microni, pot traversa sitele de separare. Se pot astfel selecționa agregatele de celule proembriogene, de celule diploide, și se elimină masele mari de celule diploide.

Însă pierderea capacității embriogenetice și organogenetice se poate observa și în condițiile de stabilitate a numărului de cromozomi. Cauzele majore ale acestei reversibilități sunt încă necunoscute. Unii autori presupun că prin repicări succesive s-ar epuiza un factor embriogen intrinsec.

➤ ***Diversitatea taxonomică a speciilor ce pot produce embrioni somatici***

Embriogeneza somatică a fost mult timp considerată ca fiind un fenomen excepțional care se regăsește numai la reprezentanții unor familii (*Umbeliferae* și *Solanaceae*).

În ultimul timp, însă, cercetările au evidențiat faptul că acest fenomen poate fi observat la specii din numeroase familii (*Asteraceae, Brassicaceae, Poacae, Fabaceae, Papaveraceae, Rubiaceae, Rutaceae, Scrophulariaceae*). S-ar putea considera că aptitudinea de a produce un embrion somatic este o potențialitate fundamentală a celulelor, chiar dacă în practică ea nu se exprimă totdeauna de o manieră reproductibilă decât la anumite specii, în condiții bine definite și plecând de la anumite țesuturi pe un mediu de cultură corespunzător.

Importanța factorilor genetici în inducerea embriogenezei somatice este

BCU CLUJ / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

definitorie. Există diferenţe de reactivitate la cultivaruri ale aceleiaşi specii. Primele rezultate au fost obţinute la morcovul sălbatic, însă la cel cultivat au fost observate aptitudini embriogene diferite faţă de specia originară.

➤ *Diversitatea ţesuturilor ce produc embrioni somatici*

Embriogeneza somatică a fost indusă pornind de la diferite ţesuturi. Însă, la o anumită specie, nu toate ţesuturile au aceeaşi capacitate embriogenetică. Ca o regulă generală, ţesuturile embrionare sunt cele care exprimă cel mai des şi de o manieră reproductibilă aptitudinile de regenerare.

Stadiul de dezvoltare a embrionilor introduşi în cultură are o mare importanţă. La unele specii, numai proembrionii ce nu au depăşit stadiul cordiform au capacităţi embriogenetice; la alte specii, aceste capacităţi se pot manifesta şi la embrionii complet formaţi.

Ţesuturile provenind din rădăcină, tulpină şi frunze se utilizează atât la specii susceptibile să formeze embrioni somatici, cât şi la cele cu slabe aptitudini organogenetice. În acest scop se pot utiliza şi ţesuturi florale sau chiar fragmente de pericarp (ca la bostan).

Cel mai frecvent se folosesc fragmente de ţesuturi embrionare sau de plantule (explant de hipocotil) pentru obţine embrioni somatici.

X. 4. INDUCEREA PARTENOGENEZEI

În urma fecundaţiei, gameţii masculi sunt cei ce constituie un stimul de activare a dezvoltării ulterioare a zigotului, pentru a forma un organism. Interesul principal în inducerea partenogenezei este ca acest stimul să existe fără participarea genelor paterne, fapt ce ar duce la obţinerea unor homozigoţi reali.

Este importantă mai ales obţinerea de haploizi. După descoperirea primului haploid la *Datura* s-au încercat diferite experimente pentru a obţine plante haploide: utilizarea de temperaturi foarte ridicate sau foarte scăzute imediat după fecundaţie,

influenţa razelor X asupra polenului de pe stigmat, polenizarea cu polen străin, diferite tratamente chimice.

La secară au fost obţinute plante haploide prin expunerea spicelor fie la temperaturi foarte scăzute (0,3 ^{0}C), fie la temperaturi foarte ridicate 41^0 – 42 ^{0}C. La *Triticum*, s-au obţinut haploizi în urma iradierii spicelor cu raze X în timpul meiozei, sau în urma polenizării cu polen tratat cu raze X. Însă numărul de plante haploide obţinute a fost redus.

Se pare că posibilitatea inducerii partenogenezei este legată de anumiţi factori genetici, în sensul că numai anumite specii pot produce astfel de indivizi, iar metodele utilizate într-un anumit caz nu se pot extrapola la alte specii de plante cu aceleaşi rezultate.

X. 5. INDUCEREA PARTENOCARPIEI

Inducerea partenocarpiei este importantă în special pentru agricultură, deoarece fructele fără seminţe sunt mai apreciate din punct de vedere calitativ. De aceea s-a încercat pe cale experimentală obţinerea de fructe fără seminţe prin oprirea polenizării şi tratarea gineceului cu anumite substanţe chimice.

Experimentele pentru obţinerea fructelor fără seminţe au fost începute încă din secolul trecut, când s-au obţinut fructe la castraveţi după polenizare cu spori de *Lycopodium*.

Unele experimente efectuate la începutul secolului evidenţiază rolul polenului în creşterea fructului, excluzându-se fecundaţia, însă rezultate satisfăcătoare au fost obţinute mai ales la specii din familiile *Solanaceae* şi *Cucurbitaceae*. Studiile histologice au arătat că tuburile polinice cresc şi transportă anumite substanţe chimice care, difuzând în ţesutul ovarului, ar declanşa formarea fructelor. S-a observat, de asemenea, că se pot obţine fructe fără seminţe şi prin folosirea de polen uscat, imatur sau extract de polen.

Toate acestea au condus la ideea că un semnal chimic ar fi responsabil de

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

inducerea dezvoltării fructelor în lipsa fecundației. S-au obținut fructe partenocarpice prin stropirea stigmatelor gineceului cu soluții de auxină, în special cu soluție de acid α naftalen acetic. Rezultate mulțumitoare s-au obținut și la căpșuni, unde s-a reușit inducerea creșterii receptaculului în absența achenelor de pe suprafața lui.

Ulterior, metoda hormonală a început să se aplice pe scară largă în mai multe țări, mai cu seamă în cultura tomatelor. În acest scop au fost utilizați mai mulți factori de creștere, dintre care acidul indolil butiric s-a dovedit a fi cel mai eficace. Tratarea tomatelor cu hormoni sintetici s-a dovedit utilă mai ales în perioada de iarnă, când polenul nu este viabil și polenizarea este, deci, deficitară.

Unele plante, însă, cum ar fi zmeurul, afinul, unii pomi fructiferi formează mai bine fructe partenocarpice sub influența giberelinelor; acestea trebuie aplicate în momentul căderii petalelor, pentru ca rezultatele să fie optime, în timp ce auxinele trebuie aplicate mai târziu.

O altă posibilitate de obținere a fructelor partenocarpice o reprezintă inducerea unui grad de poliploidie, care determină creșterea fructelor, fără formarea semințelor. Astfel, la pepenele verde (*Citrullus vulgaris*) s-au obținut fructe triploide fără semințe.

Cercetările de embriologie experimentală permit utilizarea datelor embriologice, citologice, genetice și biochimice pentru rezolvarea unor probleme fundamentale, teoretice și practice.

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BIBLIOGRAFIE

1. ANDREI M., 1978 - Anatomia plantelor. Ed. did. şi ped., Bucureşti
2. ANGHEL I., BREZEANU A., TOMA N., 1981 - Ultrastructura celulei vegetale (Atlas). Ed. Acad. Rom., Bucureşti
3. BARYKINA R.P., KOSTRIKOVA L.N., KOCEMAROVA I.P., LOTOVA L.I., TRANKOVSKIJ D.A., CISTEAKOVA O.N., 1971 - Praktikum po anatomi rastenij. Izdat. Moskovskogo Universiteta, Moskva
4. BÂRA I., 1989 – Reproducerea, factor al evoluţie plantelor. Ed. Acad. Rom., Bucureşti
5. BUVAT R., 1952 - Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. Ann. Sci. nat., Bot., sér. 11, 13: 199-300
6. CAMEFORT M., DANIEL T., 1962 - Morphologie et anatomie des végétaux vasculaires. Ed. Doin et C[ie], Paris
7. CARMAN, J.G. 1997 - Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. Biol. Jour. Linn. Soc., 61: 51-94
8. CAVE M. S., ARNOTT H. J., COOK S. A., 1961 – Embryogeny in the california peonies with reference to their taxonomic position, Am. J. Bot, 48: 397 - 404
9. CHAMPAGNAT R., OZENDA P., BAILLAUD L., 1969 - Biologie végétale. III. Croissance, morphogenèse, reproduction. Ed. Masson et C[ie], Paris
10. CUSICK F., 1956 - Studies of floral morphogenesis. I. Median bisectionsof flower primordiain Primulla bullegyana Forrest. Roy. Soc. Edinb. Trans. 63: 153 - 166
11. CZAPIK R., 1998 - Apogamety and Its Critique,Apomixis Newsletter, 10
12. ESAU K., 1965 - Plant anatomy (ed. 2). Ed. John Wiley and Sons, New York
13. EUNUS A. M., 1949 – Contributions to the embryology of the Liliaceae (Gloriosa superba), Proc. 36th Indian Sci. Cong. Allahabad, Sect. Bot, 25

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

14. FOLSOM M. W., CASS D. D., 1990 – Embryo sac development in soyabean: ultrastructure of megasporogenesis and early megagametogenesis. Can. J. Bot., 68: 2135 - 2147
15. GOSTIN I., TOMA C., 2001 - Morfogeneza florii la *Chrysanthemum balsamita* L. Lucr. şt. Univ. agron. şi med. vet. Iaşi, ser. Hortic., 43
16. GOSTIN I., TOMA C., IVĂNESCU L., 2000 – Secretory structures at *Chrysanthemum balsamita* during the ontogenesis. In: 2nd Mediterranean Meeting "New Perspectives in Controlled Release", Athena (Greece): 2047-2053
17. GRINŢESCU I., 1985 – Botanica (ed. II), Ed. şt. şi Encicloped., Bucureşti
18. HACCIUS B., 1952 – Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblattrigkeit bei den Umbelliferen, Östr. Bot. Ztschr., 99: 483 – 505
19. HALPERIN W., 1973 – The useof culture tissue in studing of developmental problems. Can. J. Bot., 51: 1801 - 1806
20. HUALA E, SUSEX I. M., 1993 – Determination and cell interactions in reproductive meristems. Plant cell, 5: 1157 - 1165
21. HUNAG B. Q., RUSSELL S. D., 1992 – Female germ unit: organization, isolation and function. Intern. Review of Cytology, 140: 332 - 393
22. JENSEN W. A., 1968 – Cotton embryogenesis: the zigot, Planta, 79: 346-366
23. JENSEN W. A., FISHER D. B., 1968 – Cotton embriogenesis: the entrance and discharge of the polen tube in the embryo sac. Planta, 78: 158 – 183
24. JOHANSEN D. A., 1950 – Plant embryology. Waltham Mass., USA
25. JOHRI, B.M., AMBEGAOKAR, K.B. & SRIVASTAVA, P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. v. 2. Springer-Verlag, Berlin.
26. JOLIVET P., 1983 – Insectes et plantes. Evolution parallele et adaptations. Bull. Soc. Linn, 52: 13 - 141
27. JULIANO J. B., ALDAMA M. J., 1937 – Morphology of Oryza sativa L. Philippine Agr., 26: 1-134
28. KLEIMAN C., 2001 – La reproduction des angiospermes. Ed. Berlin, Paris

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

29. KONING, ROSS E. 1994 - Pollination Adaptations. *Plant Physiology Information Website*. http://koning.ecsu.ctstateu.edu/Plants_Human/pollenadapt.html.
30. KOLTUNOW, A., JOHNSON, S.D., AND BICKNELL, R.A., 1998 - Sexual and apomictic development in *Hieracium*. Sex. Plant Reprod. 11: 213–230
31. LINDER, H. P. (1998). Morphology and the evolution of wind pollination. In Reproductive Biology (ed. S. T. Owens and P. J. Rudall), 123-135. Royal Botanic Gardens, Kew.
32. LO H. C., WANG Y. F., 1999 – Devolopment of staminate cone and microsporogenesis in *Cephalotaxus wilsoniana* Hay. Proc. Natl. Sci. Counc. ROC (B), 23, 2: 85-98
33. MA H., 1997 – The on and off of floral regulatory genes. The Cell, 89: 821 – 824
34. MAHESHWARI P., 1950 – An introduction of the embryology of angiosperms. Ed. McGraw – Hill Book, New York, Toronto, London
35. MANSFIELD S. G., BRIARTY L. G., ERNI S., 1991 – Early embryogenesis in Arabidopsis thaliana I. The mature embryo sac. Can. J. Bot., 69: 447 – 460
36. NEWBIGIN E., ANDERSON M. A., CLARKE A. E., 1993 – Gametophytic self incompatibility sistems. Plant cell, 5: 1315-1324
37. OKAMURO J. K., DEN BOER B. G., JOFUKU K. D., 1993 – Regulation of Arabidopsis flower development. Plant Cell, 5: 1183-1193
38. PODDUBNAIA – ARNOLDI V. A., 1964 – Obsciaia embriologhia pocryosemennyh rastenij. Izdat „Nauka”, Moskva
39. RĂDULESCU – MITROIU N:, 1976 – Embriologie vegetală. Ed. Univ. Bucureşti
40. REEDER J. R., 1957 - The embryo in grass systematics, Am. J. Bot., 44: 756 – 768
41. ROLAND J.C., ROLAND F., 1987 - Atlas de biologie végétale. 2. Organisation des plantes à fleures (ed. 4). Ed. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, Mexico, Sao Paulo

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

42. RUSSEL S. D., 1992 – Double fertilization. Intern. Review of Cytology, 140: 357 - 388
43. SMYTH D. R., BOWMAN J. L., MEYEROVITZ E. M., 1990 – Early flower development in Arabidopsis, Plant Cell, 2: 755 - 767
44. STRASBURGER E., NOLL F., SCHENCK H., SCHIMPER A. F. W., 1999 - Lehrbuch der Botanik fiir Hochschulen (34. Aufl., neubearbeitet von P. Sitte, H. Ziegler, Fr. Ehrendorfer, A. Bresinsky), Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin
45. SWAMY, B.G.L. 1941 - Contributions to the life history of *Bignonia megapotamica*. Journal of the Indian Botanical Society 20:299-305
46. ŞERBĂNESCU-JITARIU G., TOMA C., 1980 - Morfologia şi anatomia plantelor. Ed. did. şi ped., Bucureşti, 1980
47. VLADESCO A., 1934 – Recherches morphologique et experimentales sur l'embriogénie des fourgères leptosporangiées. Libraire générale de l'enseignement, Paris
48. WILSON C. L., 1942 – The telome theory and the origin of the stamen. Am. J. Bot., 29: 759 - 764

BCU IASI / CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

42. RUSSEL S. D., 1992 – Double fertilization. Intern. Review of Cytology, 140: 357 – 388.
43. SMYTH D. R., BOWMAN J. L., MEYEROWITZ E. M., 1990 – Early flower development in Arabidopsis, Plant Cell, 2: 755 – 767.
44. STRASBURGER E., NOLL F., SCHENCK H., SCHIMPER A. F. W., 1999 – Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (34. Aufl., neubearbeitet von P. Sitte, H. Ziegler, F. Ehrendorfer, A. Bresinsky), Spectrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
45. SWAMY B.G.L., 1941 – Contributions to the life history of *Bignonia megapotamica*. Journal of the Indian Botanical Society, 20: 299-305.
46. ŞERBĂNESCU-JITARIU G., TOMA C., 1980 – Morfologia şi anatomia plantelor. Ed. did. şi ped., Bucureşti, 1980.
47. VLADESCO A., 1934 – Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie des fougères leptosporangiées. Librairie générale de l'Enseignement, Paris.
48. WILSON C. L., 1942 – The telome theory and the origin of the stamen. Am. J. Bot., 29: 759 – 764.

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI

10.000 lei

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

JUNIMEA
IAȘI-ROMÂNIA



BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ISBN 973-37-0901-8